

CONTRIBUTION DES MÉCANISMES « BOTTOM-UP » ET « TOP-DOWN » À LA  
RÉGÉNÉRATION DES SAPINIÈRES SUR L'ÎLE D'ANTICOSTI

par

Mathieu Dufresne

Mémoire présenté au Département de biologie en vue  
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, mars 2010



Library and Archives  
Canada

Published Heritage  
Branch

395 Wellington Street  
Ottawa ON K1A 0N4  
Canada

Bibliothèque et  
Archives Canada

Direction du  
Patrimoine de l'édition

395, rue Wellington  
Ottawa ON K1A 0N4  
Canada

*Your file* *Votre référence*  
ISBN: 978-0-494-65590-0  
*Our file* *Notre référence*  
ISBN: 978-0-494-65590-0

#### NOTICE:

The author has granted a non-exclusive license allowing Library and Archives Canada to reproduce, publish, archive, preserve, conserve, communicate to the public by telecommunication or on the Internet, loan, distribute and sell theses worldwide, for commercial or non-commercial purposes, in microform, paper, electronic and/or any other formats.

The author retains copyright ownership and moral rights in this thesis. Neither the thesis nor substantial extracts from it may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

#### AVIS:

L'auteur a accordé une licence non exclusive permettant à la Bibliothèque et Archives Canada de reproduire, publier, archiver, sauvegarder, conserver, transmettre au public par télécommunication ou par l'Internet, prêter, distribuer et vendre des thèses partout dans le monde, à des fins commerciales ou autres, sur support microforme, papier, électronique et/ou autres formats.

L'auteur conserve la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent cette thèse. Ni la thèse ni des extraits substantiels de celle-ci ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

---

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms may have been removed from this thesis.

While these forms may be included in the document page count, their removal does not represent any loss of content from the thesis.

Conformément à la loi canadienne sur la protection de la vie privée, quelques formulaires secondaires ont été enlevés de cette thèse.

Bien que ces formulaires aient inclus dans la pagination, il n'y aura aucun contenu manquant.

■ ■ ■  
**Canada**

Le 4 août 2010

*le jury a accepté le mémoire de Monsieur Mathieu Dufresne  
dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeur Robert L. Bradley  
Directeur de recherche  
Département de biologie

Professeur Jean-Pierre Tremblay  
Codirecteur de recherche  
Département de biologie  
Université Laval

Professeur Marco Festa-Bianchet  
Membre  
Département de biologie

Monsieur John-William Shipley  
Président rapporteur  
Département de biologie

## SOMMAIRE

Le broutement sélectif exercé par la population introduite de cerf de Virginie sur l'île d'Anticosti y cause la perte des sapinières au profit des pessières blanches. Les travaux qui sont menés par la chaire de recherche industrielle CRSNG-Produits forestiers Anticosti s'inscrivent dans un effort commun ayant pour but la compréhension des conséquences de la surabondance des ongulés dans certains milieux. De tels travaux peuvent aussi mener à de nouvelles méthodes de gestion des populations élevées d'ongulés.

Dans le premier chapitre, nous présentons des résultats sur l'impact de densités contrôlées et naturelles de cerf de Virginie sur la nitrification dans des coupes totales et des îlots de sapinières matures. Les données que nous avons obtenues dans les forêts matures sont en accord avec ce que suggère la littérature, soit que les densités croissantes d'ongulés entraînent une baisse de la nitrification. Dans les coupes totales par contre, nous avons constaté des concentrations de nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ) très élevées dans les parcelles accueillant les plus fortes densités de cerf. Des données sur la disponibilité du carbone et sur le couvert végétal nous ont permis de proposer des mécanismes qui pourraient expliquer ces résultats inattendus. Des résultats similaires aux nôtres sont généralement observés dans des écosystèmes fertiles comme les prairies, où le broutement peut engendrer des boucles de rétroaction positives via la rhizodéposition : rarement de telles relations ont été trouvées en forêt boréale, où les fortes densités d'ongulés ralentissent généralement les cycles biogéochimiques. Nous proposons deux autres explications originales; l'une aborde l'apport en fèces et urine, l'autre fait référence à la perte d'espèces végétales aptes à assimiler les nitrates efficacement.

Pour le deuxième chapitre, nous nous sommes intéressés à la formation géologique de la rivière Chicotte, située au centre sud de l'île d'Anticosti. On y observe une importante régénération de sapin baumier et même de bouleau blanc, une espèce encore plus susceptible au broutement par le cerf. Nous avons tenté d'identifier des propriétés latentes du sol qui pourraient expliquer cette régénération inhabituelle. Selon nos analyses, seulement la profondeur du sol et le contenu en argile contribuent à expliquer la régénération observée : le sapin baumier est plus abondant sur les sols minces, alors que le bouleau blanc est beaucoup plus abondant sur les sols profonds. Aussi, sur les sols minces, le sapin est davantage abondant lorsque le pourcentage d'argile est faible. La défense chimique des plantes et l'accès aux nutriments pour la croissance sont les principales hypothèses proposées pour expliquer cette dichotomie. Les connaissances que nous apportons pourraient permettre de prédire l'assemblage des communautés végétales suite à des actions visant à diminuer les densités de cerf de Virginie sur l'île d'Anticosti.

Nous possédons des données sur 14 variables édaphiques mesurées sur les échantillons récoltés dans le dispositif expérimental présenté au premier chapitre. Nous présentons ces données dans le troisième chapitre. Les variables étudiées montrent des tendances imprévisibles selon les réplicats et par rapport aux deux niveaux de traitement (densité de cerf et couvert forestier). Nous ne traitons pas ces données de manière plus poussée, mais il est souhaitable que celles-ci soient appariées à un jeu de données sur la végétation issu des mêmes parcelles.

Au cours de mes séjours sur Anticosti, j'ai mis en place une expérience de transplantation réciproque dont l'objectif était de déterminer la contribution respective du génotype et de l'environnement sur l'expression du phénotype d'une cohorte de sapins qui repoussent naturellement dans un secteur d'Anticosti sans être consommés par le cerf. Malgré un effectif d'environ 300 sapins transplantés, la protection des sapins par une quarantaine

d'exclos et les milliers de litres d'eau transportés sur des kilomètres en forêt pour l'arrosage des transplants, le taux de mortalité fut tel que nous avons dû abandonner l'expérience à la troisième saison. Néanmoins, un deuxième projet sur les sols d'Anticosti est sur le point de débuter, et il est souhaitable que certains éléments de cette expérience soient repris, avec des méthodes adaptées qui permettraient d'augmenter la survie des transplants. Par exemple, l'utilisation de transplants de pépinière pourrait permettre de déterminer l'effet du site sur la chimie foliaire des semis.

## REMERCIEMENTS

Je remercie tout d'abord mon directeur Robert Bradley et mon co-directeur Jean-Pierre Tremblay pour leur encadrement, leurs idées et leurs conseils. Je remercie aussi Marco Festa-Bianchet et Bill Shipley, membres de mon comité scientifique, pour les quelques réunions fructueuses.

Merci à Steeve Côté, Sonia de Bellefeuille, Pierre Beaupré et Alex (Gaétan) Laprise ainsi qu'aux autres membres de la chaire pour les rencontres enrichissantes. Je n'oublie pas Caroline Girard, qui a consacré beaucoup de son temps à tenter de me rendre fonctionnel avec Arcview, Bill Parsons, pour les discussions et conseils en statistiques et au labo, et Benoit Lapointe, l'homme orchestre du laboratoire. Merci aux assistants de terrain Denis, François, Yannick, et Gregory, ainsi qu'aux assistants de laboratoire Dominique, Mélanie et Xavier, sans oublier les autres étudiants gradués du laboratoire d'écologie à l'Université de Sherbrooke.

Le financement de ce projet a été assuré par la chaire CRSNG-Produits forestiers Anticosti.

Merci aux membres ma famille pour leur soutien inconditionnel. Finalement, je garde une pensée pour Hubert St-Jean et son café, ainsi que pour Alexandre et son duo smoked meat et Houblon.

## TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	ii
REMERCIEMENTS .....	v
TABLE DES MATIÈRES.....	vi
LISTE DES FIGURES .....	ix
INTRODUCTION .....	1
CHAPITRE 1	
CLEARCUTTING AND DEER BROWSING INTENSITY INTERACT IN CONTROLLING NITRIFICATION RATES IN FOREST FLOOR HUMUS ON ANTICOSTI ISLAND, CANADA .....	4
1.1 Introduction.....	9
1.2 Methods .....	11
1.2.1 Study site description and history .....	11
1.2.2 Experimental design and field sampling.....	12
1.2.3 Soil analyses.....	13
1.2.4 Statistical analyses .....	15



1.3 Results.....	16
1.4 Discussion.....	17
1.5 Acknowledgements.....	24
1.6 References.....	24

## CHAPITRE 2

SOIL DEPTH AND CLAY CONTENT AS CONTRIBUTING FACTORS TO POST-DISTURBANCE BALSAM FIR AND PAPER BIRCH REGENERATION UNDER HEAVY BROWSING FROM DEER ON ANTICOSTI ISLAND, CANADA .....	30
2.1 Introduction.....	36
2.2 Methods .....	39
2.2.1 Study site description and field survey design.....	39
2.2.2 Field sampling and soil analyses.....	40
2.2.3 Statistical analyses .....	40
2.3 Results.....	42
2.4 Discussion.....	43
2.5 Acknowledgements.....	46
2.6 Literature cited.....	46

CHAPITRE 3	
EFFETS IDIOSYNCRATIQUES DE LA DENSITÉ DE CERF DE VIRGINIE SUR LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES DE L'HUMUS FORESTIER EN FORÊT BORÉALE SIX ANS APRÈS UNE COUPE TOTALE. ....	50
3.1. Introduction.....	53
3.2 Matériel et méthodes.....	54
3.2.1 Dispositif expérimental.....	54
3.2.2 Analyses de sol .....	54
3.2.3 Analyses statistiques .....	55
3.3 Résultats.....	56
3.4 Discussion.....	56
3.5 Remerciements.....	73
3.6 Références bibliographiques.....	73
CONCLUSION .....	75
BIBLIOGRAPHIE.....	77

## LISTE DES FIGURES

1.	Effect of white-tailed deer density on potential nitrification in the forest floor of clearcut and forest plots in balsam fir dominated stands of Anticosti Island, Québec, Canada. Bars represent the mean value of three replicate plots; vertical lines = 1 S.D.....	17
2.	Ordination biplot of the 24 sample plots resulting from principal component analysis (PCA) of understory plant community composition.....	19
3.	Relationship between two indices of available C (microbial biomass and basal respiration rate) and potential nitrification in the forest floor of clearcut and balsam fir dominated forest plots. Outlier point shown in frame (c) was excluded from linear regression analysis. Regression model (dashed line) of data in frame (d) is non-significant (n.s. = $P > 0.10$ ) .....	21
4.	The effect of deer population size on the percent cover of three nitrophilous plants species (a,b,c), on the sum their cover (d), and on total percent cover of eight graminoid plant species in 7 year-old clearcut plots following six consecutive years of controlled grazing.....	22
5.	Map of Anticosti Island outlining the Chicotte geologic formation. Black areas in the magnified map at the bottom refer to the 24 polygons containing study plots.....	39

6.	Frequency distribution of study plots (N = 49) according to the relative abundance of balsam fir, paper birch, white spruce and black spruce. In summer 2007, all stems taller than 2 m were counted for each arboreal species in circular 100 m <sup>2</sup> plots. There were no other arboreal species but these four in the plots. ....	42
7.	Mean abundances of balsam fir, paper birch, white spruce and black spruce (> 2 m) in the two groups of plots that were segregated by multivariate regression tree (MRT) according to soil depth. The MRT explained 16.1% of the total variance. Bars represent means $\pm$ 1SE.....	44
8.	Mean abundances of balsam fir, paper birch, white spruce and black spruce (> 2 m) in the two groups of plots located on shallow soils that were segregated within by multivariate regression tree (MRT), according to clay content, when only plots with balsam fir or paper birch (n = 40) were included. The first and second splits of this MRT respectively explained 22.3% and 13.9% of the total variance. Bars represent means $\pm$ 1SE .....	45
9.	Valeurs moyennes de biomasse microbienne dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats $\pm$ un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.....	59

10. Valeurs moyennes de respiration basale microbienne dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 60
  
11. Valeurs moyennes de quotient métabolique dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 61
  
12. Valeurs moyennes de carbone total dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 62
  
13. Valeurs moyennes de pourcentage de carbone microbien dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 63

14. Valeurs moyennes de nitrate dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 64
  
15. Valeurs moyennes d'ammonium dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 65
  
16. Valeurs moyennes de RNI dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 66
  
17. Valeurs moyennes d'azote total dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 67
  
18. Valeurs moyennes de ratio carbone - azote dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 68

19. Valeurs moyennes de phosphate extractible dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 69
  
20. Valeurs moyennes de potassium extractible dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 70
  
21. Valeurs moyennes de magnésium extractible dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 71
  
22. Valeurs moyennes de calcium extractible dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat..... 72

## INTRODUCTION

Depuis une cinquantaine d'années, certains biologistes utilisent les concepts de contrôle par les ressources (du bas vers le haut) et par les consommateurs (du haut vers le bas) pour décrire les interactions trophiques dans les écosystèmes (Lindemann, 1942 ; Hairston *et al.*, 1960). Depuis la même époque, plusieurs cas de fortes populations d'ongulés dans les écosystèmes sont rapportés (Leopold, 1933 ; Leopold *et al.*, 1947). L'accumulation des connaissances dans ces deux domaines de la biologie suggèrent de nos jours que les ongulés peuvent exercer un fort contrôle du haut vers le bas sur les niveaux trophiques inférieurs (Hobbs, 1996 ; Côté *et al.*, 2004).

L'influence des ongulés sur les cycles biogéochimiques varie d'un habitat à l'autre (Hobbs, 1996). Par exemple, dans les prairies, le broutement peut engendrer des boucles de rétroaction positives en augmentant la rhizodéposition de carbone labile par les plantes broutées, ce qui peut stimuler les communautés microbiennes du sol et augmenter leur taux de minéralisation des nutriments (Frank *et al.*, 2000). En forêt boréale par contre, le broutement sélectif sur les plantes plus facilement digestibles peut causer une diminution de la qualité chimique de la litière et un ralentissement des cycles biogéochimiques en augmentant l'apport en litière des espèces non-consommées dont les tissus sont plus récalcitrants à la décomposition (Pastor *et al.*, 1993).

Tel que mentionné plus haut, l'impact des ongulés sur les niveaux trophiques inférieurs peut être dominant dans certains écosystèmes. Cela n'exclut cependant pas la contribution de certains mécanismes du bas vers le haut au contrôle des interactions trophiques. Par exemple, Jones *et al.* (2008) ont montré que certaines caractéristiques du sol peuvent affecter la composition chimique des plantes consommées par le cerf de Virginie (*Odocoileus*



*virginianus* Zimmerman). Ils ont d'ailleurs proposé un impact potentiel de la chimie des plantes sur la croissance, la lactation et le recrutement chez le cerf. De plus, de nombreux articles rapportent des relations négatives entre la fertilité du sol et l'expression de fortes concentrations de composés secondaires efficaces dans la défense contre l'herbivorie chez les plantes (Bryant *et al.*, 1983 ; Donaldson *et al.*, 2006).

Suivant une introduction couronnée de succès sur l'île d'Anticosti à la fin du 19<sup>e</sup> siècle, la population de cerf de Virginie a atteint un niveau d'effectif tel que le broutement sélectif important compromet la régénération des sapinières à bouleau blanc, au profit de pessières blanches pures et de forêts-parcs dominées par les graminées. À cet effet, Potvin *et al.* (2003) anticipent l'éradication des sapinières d'ici moins de 50 ans sur Anticosti. Néanmoins, on retrouve à quelques rares endroits sur le territoire de bonnes proportions de sapin baumier dans des peuplements régénérés en présence de fortes densités de cerf (Chouinard et Filion, 2005).

Un des quatre axes de recherche de la deuxième- Chaire Industrielle CRSNG-Produits forestiers Anticosti visait à déterminer les effets des hautes densités de cerf sur diverses composantes de la biodiversité, notamment les oiseaux, les insectes, les communautés végétales et les sols. À cet effet, le premier mandat qui nous fut confié en rapport aux sols était de récolter des échantillons dans un imposant dispositif expérimental où des densités de cerf contrôlées et naturelles de cerf étaient maintenues depuis plusieurs années, sous deux couverts forestiers. Ce travail allait permettre de documenter les mécanismes de contrôle exercés par le cerf sur la communauté végétale et les sols. Nous avons également pris l'initiative d'investiguer les sols d'une zone où persiste une étonnante régénération de sapin baumier (Chouinard et Filion, 2005). Par l'étude de ce système, nous espérons être en mesure de proposer des méthodes de gestion alternatives à celles actuellement employées pour régénérer les sapinières sur l'île d'Anticosti. Actuellement, le seul moyen de permettre

à la régénération potentielle de croître est d'ériger des exclos de quelques kilomètres carrés sur des parterres de coupes, pour ensuite y appliquer une forte pression de chasse sportive. Cette méthode permet généralement de diminuer les densités de cerf à des niveaux qui sont compatibles avec la régénération des sapinières. Le processus est par contre très dispendieux, puisqu'il en coûte approximativement 10000\$ pour l'installation d'un kilomètre linéaire de clôture.

Du point de vue académique, les trois chapitres présentés dans ce mémoire nous permettent de décrire des mécanismes du haut vers le bas (chapitres un et trois), mais aussi du bas vers le haut (chapitre deux). Dans un écosystème qui à première vue semble presque exclusivement dominé par des interactions du haut vers le bas de par l'effet du cerf sur les communautés végétales, il est intéressant de montrer qu'il subsiste potentiellement des mécanismes de contrôle originant des niveaux trophiques inférieurs (sols et plantes).

## **CHAPITRE 1**

### **CLEARCUTTING AND DEER BROWSING INTENSITY INTERACT IN CONTROLLING NITRIFICATION RATES IN FOREST FLOOR HUMUS ON ANTICOSTI ISLAND, CANADA**

#### **Référence complète**

Dufresne, M., Bradley, R. L., Tremblay, J.-P., Poulin, M. et Pellerin, S. (2009). Clearcutting and deer browsing intensity interact in controlling nitrification rates in forest floor. *Écoscience* 16: 361-368.

#### **Avant-propos**

L'objectif de ce chapitre était d'identifier l'influence de l'intensité de broutement par le cerf de Virginie sur la nitrification dans l'humus forestier, six ans après une coupe totale et dans des îlots résiduels de forêt mature. Nous avons deux hypothèses. Premièrement, nous supposons une relation négative entre la densité de cerf de Virginie et la nitrification dans l'humus, peu importe le niveau de couvert forestier. Deuxièmement, nous supposons que l'impact de la densité de cerf sur la nitrification devrait être plus grand dans les coupes que dans les îlots forestiers. La justification de la première hypothèse réside dans le fait que le broutement intensif par les ongulés dans les écosystèmes peu productifs comme les forêts boréales engendre généralement un ralentissement des cycles biogéochimiques. Pour ce qui est de la deuxième hypothèse, nous nous appuyons sur plusieurs exemples de la littérature selon lesquels les coupes forestières causent à court et moyen terme une augmentation de la disponibilité de l'azote dans les sols.

Nous avons donc échantillonné l'humus forestier dans les 480 quadrats d'un dispositif constitué de trois réplicats comprenant chacun quatre unités expérimentales, soit un exclos de 10 hectares sans cerf, deux enclos à densités intermédiaires (7,5 et 15 cerfs km<sup>-2</sup>) et une aire à densité naturelle de cerf (entre 27 et 56 cerfs km<sup>-2</sup>). Chaque unité renfermait 40 quadrats, également distribués entre deux traitements sylvicoles (coupe totale de 6 ans et forêts matures). Le pourcentage de recouvrement des graminées et herbacées nitrophiles (qui ont une affinité pour l'azote sous forme de nitrate), comme l'épilobe à feuilles étroites (*Chamerion angustifolium* [L.] Holub), le fraisier (*Fragaria virginiana* Duchesne) et le rubus pubescent (*Rubus pubescens* Raf.), a également été mesuré dans les quadrats. En laboratoire, nous avons mesuré les concentrations de nitrate des échantillons après 30 jours d'incubation aérobie, en plus de mesurer deux indices de carbone disponible, soit la biomasse microbienne et la respiration microbienne.

La possibilité de travailler avec un gradient de densités de cerf est l'un des points forts du dispositif que nous avons utilisé, alors que plusieurs travaux ont déjà été faits en comparant les densités élevées et l'exclusion totale des ongulés, sans densités intermédiaires. Les valeurs élevées de nitrates que nous avons observées dans les coupes accueillant les plus fortes densités de cerf ne cadrent pas avec la littérature, où il est souvent rapporté que les fortes densités d'herbivores en forêt boréale diminuent la fertilité des sols via des effets indirects sur la communauté végétale. Ces résultats nous ont permis d'avancer certaines idées novatrices en ce qui concerne l'effet de la surabondance des herbivores sur les processus du sol en forêt boréale.

Pour ce travail, j'ai développé les hypothèses en collaboration avec mon directeur Robert Bradley, j'ai procédé à l'échantillonnage avec l'aide de mon co-directeur Jean-Pierre Tremblay et de Denis Duteau. J'ai procédé aux extractions de nitrate et ai coordonné les activités au laboratoire pour le dosage de celui-ci, lequel a été effectué par deux stagiaires. Je

me suis personnellement chargé de la préparation des échantillons et de la mesure des indices de carbone disponible. Les données de végétation ont été prêtées par Monique Poulin et Stéphanie Pellerin, lesquelles ont aussi contribué à l'avancement du manuscrit. Cet article a été publié dans la revue *Ecoscience*. Mes deux directeurs ont révisé quelques versions préliminaires du manuscrit, en proposant des réflexions et des idées supplémentaires.

**CLEARCUTTING AND DEER BROWSING INTENSITY INTERACT IN  
CONTROLLING NITRIFICATION RATES IN FOREST FLOOR HUMUS ON  
ANTICOSTI ISLAND, CANADA**

Mathieu Dufresne<sup>a,b</sup>, \*Robert L. Bradley<sup>a</sup>, Jean-Pierre Tremblay<sup>b</sup>, Monique Poulin<sup>c</sup>,  
Stéphanie Pellerin<sup>d</sup>

<sup>a</sup> Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec, Canada, J1K  
2R1;

<sup>b</sup> Département de biologie, Centre d'études nordiques et Chaire CRSNG–Produits forestiers  
Anticosti en aménagement intégré des ressources biologiques forestières de l'Île d'Anticosti,  
Université Laval, Ste-Foy, Québec, Canada, G1V 0A6;

<sup>c</sup> Département de phytologie, Centre d'études nordiques, Université Laval, Ste-Foy, Québec,  
Canada, G1V 0A6;

<sup>d</sup> Institut de recherche en biologie végétale, Montréal, Canada, H1X 2B2.

\* Corresponding author : Telephone : 1-819-821-8000 #62080, fax : 1-819-821-8089 email :  
robert.bradley@usherbrooke.ca

**Abstract:** Major forest disturbances such as clearcutting may increase nitrification rates in the forest floor, but the magnitude of this  $\text{NO}_3^-$  flush varies among different forest ecosystems. Here, we tested the hypothesis that this variation could partly be due to differences in deer-browsing intensity. More specifically, we hypothesized that nitrification rates would decrease as deer browsing increased, and that this effect would be higher in clearcuts than in forests. Our experimental design consisted of three replicated blocks, each consisting of three plots (10-40 ha) in which white-tailed deer densities were kept at 0, 7.5, 15 individuals  $\text{km}^{-2}$  for six years, and a fourth plot where natural deer densities varied between 27 and 56 deer  $\text{km}^{-2}$ . In the first year, 70% of mature balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) forests in each plot were clearcut harvested. Average potential nitrification in forest floor samples was higher in clearcut than in forest plots. In clearcut plots, potential nitrification at the high deer density was about 2.5 times higher than at lower deer densities, thereby contradicting our first hypothesis. In forest plots, potential nitrification was negatively related to indices of soil available C, but was unrelated to deer density. The shrub and herb vegetation in clearcut plots was dissimilar to, and more altered by, deer browsing than the understory vegetation in forest plots. In clearcut plots, increasing deer density reduced the percent cover of nitrophilous herbaceous species and increased the percent cover of graminoid plants. Possible mechanisms that could explain the interaction between forest disturbance and deer browsing intensity in controlling the magnitude of the  $\text{NO}_3^-$  flush are (1) soil N inputs via feces and urine, (2) loss of soil  $\text{NO}_3^-$  sinks due to the disappearance of nitrophilous plant species, or (3) browser-induced succession towards rangeland plant communities that stimulate rhizodeposition and soil N dynamics.

**Keywords:** clearcutting, deer browsing, forest floor, nitrification, plant community composition

## 1.1 Introduction

Early studies at the Hubbard Brook Experimental Watershed demonstrated that clearcutting followed by extensive herbicide application increased the export of soil  $\text{NO}_3^-$  to groundwater and streams in large amounts (e.g. Likens *et al.*, 1970). Since then, the role of forest disturbance on the flow and fate of this key soil mineral N form has received considerable attention. Over time, it has become apparent that the magnitude of the post-disturbance soil  $\text{NO}_3^-$  flush varies considerably among different forest ecosystems (e.g., Grenon *et al.*, 2004). This variability has been attributed to various edaphic factors such as soil temperature and moisture (Barg & Edmonds, 1999), humus form, root density and soil available C (Lavoie & Bradley, 2003), soil pH (Paavolainen & Smolander, 1998), soil  $\text{NH}_4^+$  concentrations (Bradley, 2001), soil enzyme expression (Joanisse *et al.*, 2007), and to whether soil nitrifiers are predominantly autotrophic or heterotrophic (Bradley & Parsons, 2007). Linkages have been drawn between these edaphic factors and attributes of the plant community following disturbance, such as the chemical quality of the litter produced by early seral herbaceous vegetation (Bradley *et al.*, 2002), the partial retention of trees (Lapointe *et al.*, 2005), and the production of secondary metabolites by ericaceous shrubs (Joanisse *et al.*, 2008). No studies to our knowledge have attempted, however, to show a relationship between browsing intensity by large herbivores and the magnitude of the post-harvest soil  $\text{NO}_3^-$  flush in forest ecosystems.

It is well documented that large herbivores such as moose, elk, bison or deer, can affect soil nitrification rates, although the direction of these effects varies among ecosystems. Positive effects are mainly observed in grasslands (e.g., Frank *et al.*, 2000) where grazing is believed to increase rhizodeposition as a physiological response of plants to browsing. This plant response increases soil available carbon and microbial activity, which leads to positive feedbacks through soil food-webs with a concomitant increase in nitrification, which in turn



increases resource availability for plants. Indeed, there is a long story of cohabitation between browsers and plants. On the other hand, grazing commonly reduces nitrification rates in forest ecosystems because, as Pastor *et al.* (1993) suggested, less palatable plant species that are not consumed are those that produce low quality litter and decrease soil nutrient cycling. Thus, the effect of herbivores on forest floor nitrification rates following clearcutting ostensibly depends on the nature of the plant community, which in turn is controlled by the intensity of browsing. Given that clearcutting also changes the understory plant community (Kimmins *et al.*, 2002), we predicted an interaction between this form of forest disturbance and deer browsing intensity in controlling soil nitrification rates.

Here, we report on a controlled grazing experiment where we tested for such an interaction using white-tailed deer (*Odocoileus virginianus* Zimmerman) enclosure and exclosure plots, comprising both mature balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) forests and clearcuts. The study was conducted on Anticosti Island, Canada, where the population of white-tailed deer, introduced over a century ago, has risen to  $> 20 \text{ km}^{-2}$  in the absence of predators (Rochette & Gingras, 2007), but may be  $> 50 \text{ km}^{-2}$  in some areas (Tremblay *et al.*, 2006). The effects of this natural deer density on the shrub and herbaceous vegetation, and on nitrification rates in the forest floor, were compared to experimental densities of 0, 7.5 and 15 deer  $\text{km}^{-2}$  that were maintained over a 6-year period. We focussed on the forest floor rather than mineral soil horizons, because this is where we find the highest fine-root biomass for nutrient uptake in coniferous forests (Pietikäinen *et al.*, 1999). We initially hypothesized that potential nitrification rates in both forests (McInnes *et al.*, 1992) and regenerating clearcuts (Harrison & Bardgett, 2004) would decrease as deer browsing intensity increased. We also hypothesized that the impact of browsing would be higher in clearcuts than in forests, because we expected more palatable herbaceous species and higher nitrification rates in the non-browsed clearcuts. Results contradicted our first hypothesis, as we observed higher nitrification rates in clearcuts with high deer densities. We offer alternative explanations in

light of observed shifts in the abundance of nitrophilous and graminoid plants, and in soil available C, due to the interaction between clearcutting and deer browsing intensity.

## 1.2 Methods

### 1.2.1 Study site description and history

Anticosti Island covers an area of about 8,000 km<sup>2</sup> and is located in the Gulf of the St-Lawrence River (49.1–50.0°N, 61.7–64.5°W), Québec, Canada. The sub-boreal maritime climate is characterized by cool summers (15 °C in July) and cold winters (–10 °C in January). Annual precipitation generally exceeds 1000 mm, of which 40% falls as snow. The area belongs to the Eastern Balsam Fir–White Birch bioclimatic zone, according to Québec's ecological classification system (Grondin *et al.*, 1996). The most abundant tree species are balsam fir and white spruce (*Picea glauca* (Moench.) Voss.).

In 1896, 220 white-tailed deer were introduced on the island and, in the absence of natural predators, the population rapidly grew. Historical surveys estimate that deer populations across different sectors of the island have remained at 20–50 individuals km<sup>-2</sup> for the past 80 years (Gingras *et al.*, 1993; Potvin *et al.*, 2000). These high densities maintain a thriving sport hunting industry, the mainstay of the local economy. Balsam fir is the principal winter forage for deer on Anticosti Island and, consequently, there is little natural regeneration of this species (Tremblay *et al.*, 2007). For this reason, senescing balsam fir stands that were established before the introduction of deer on the island are mainly colonized with white spruce regeneration (Potvin *et al.*, 2003), a species that is generally shunned by the deer (Sauvé & Côté, 2007). Thus, it is feared that when existing balsam fir forests will have fallen, the deer population will crash (Potvin *et al.*, 2003). In order to maintain deer populations and sustain balsam fir regeneration, commercial logging operations began in

1995, which included various silvicultural systems designed at conserving the natural diversity of plant species while creating a mosaic of food and cover habitats for the deer (Potvin & Boots, 2004). Among these, temporary deer exclosures up to 27 km<sup>2</sup> in size have been erected at various locations on the island, to allow balsam fir regeneration to grow above the maximum browsing height.

### **1.2.2 Experimental design and field sampling**

The design consisted of three replicated blocks, located 4 to 71 km apart and occurring over flat topography, each consisting of four experimental units. The first unit in each block consisted of a 10 ha exclosure from which all deer were removed (0 deer km<sup>-2</sup>). The second and third units consisted of 40 ha (7.5 deer km<sup>-2</sup>) and 20 ha (15 deer km<sup>-2</sup>) enclosures, each stocked for six consecutive years (2002–2007) with three yearling deer. The fourth unit in each block consisted of an unfenced 30 ha area where natural deer densities were estimated each year from line transect surveys of summer fecal pellets (Buckland *et al.*, 2001), using DISTANCE 5.0 software (Thomas *et al.*, 2002). For the three blocks, these estimated in situ densities were respectively 56, 56 and 27 deer km<sup>-2</sup> over the six years. In summer 2001, clearcutting had been performed in the area where each block occurred, by harvesting all trees >9 cm dia. at breast height. The experimental units were later positioned in the three logged landscapes so that there is 30% of residual forest cover in each experimental unit. Given the random location of these forest patches, we are confident that clearcut and forest plots within each experimental unit were not located in areas that predisposed them to different nitrification rates. The resulting split-plot design included, therefore, eight treatments (i.e., four deer densities x two vegetation cover types), each replicated three times (see Tremblay *et al.*, 2005 for a complete description). Deer were introduced in the enclosures immediately following snowmelt (early May) and were removed at the onset of snowfall (late October), since we were chiefly interested by the effects of deer on the

recovery of the ground and shrub layer following a long history of browsing. All enclosure and exclosure plots were bounded with 3 m-high wire game fencing.

Between July 6th and August 2nd 2007, 20 random quadrats (1 m<sup>2</sup>) were established in each of the 24 plots. Around the periphery of each quadrat, we collected six cores (~20 cm<sup>3</sup>) of F-layer forest floor material (Soil Classification Working Group, 1998). The cores from each quadrat were pooled into one sample, passed through a 5 mm mesh sieve, placed in a plastic bag over ice, and transported to the University of Sherbrooke for further analyses. As part of a related study, we noted the percent cover of all herbaceous and shrub species in each of the 480 quadrats.

### **1.2.3 Soil analyses**

Potential nitrification rates were measured in all 480 forest floor samples using an aerobic incubation technique, similar to that used by Harrison & Bardgett (2004) in a similar study on red deer (*Cervus elaphus* L.). We first determined moisture content by weight loss after drying 5–10 g subsamples at 101°C for 72 hours. We then weighed 25–30 g of fresh forest floor material directly into mason jars and covered these with polyethylene film to prevent desiccation and allow gas exchange with ambient air. The jars were incubated for 30 d in the dark at 22°C. We then added 100 mL of 1N KCl solution to each jar and stirred these for 60 min on a rotary shaker. Solutions were passed through Whatman No.5 filter paper and the filtrates analysed colorimetrically for NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N concentrations (Cd-reduction + sulphanilamide) using a Technicon Autoanalyser (Pulse Instrumentation, Saskatoon, Canada).

Indices of available C were derived by soil respirometry (Bradley & Fyles, 1995a) and included measurements of basal respiration rate and microbial biomass. Basal respiration rate

was determined by weighing 5 g (dry wt. equiv.) of forest floor material from each quadrat into 73 ml gas sampling jars, allowing 5 d for soils to condition to room temperature, flushing the headspace with ambient air for 5 min, sealing jars with air-tight lids equipped with rubber septa, and sampling aliquots of headspace air with a needle and syringe after 4 h. Air samples were analysed for CO<sub>2</sub> concentrations using a model CP-2002 P Micro-GC (Chrompack, Middelburg, The Netherlands) equipped with a TCD, with He as carrier gas. Room temperature was noted during each measurement, and ambient CO<sub>2</sub> concentration was measured several times daily. For each measurement, ambient CO<sub>2</sub> concentration was subtracted from sampled CO<sub>2</sub> concentration and the difference was adjusted according to Ideal Gas Laws and centered at 22°C using  $Q_{10}=2$ .

Microbial biomass was determined by weighing 5 g (dry wt. equiv.) of forest floor material from each quadrat into 500 ml plastic containers, and amending these with ground and sieved (65 µm) glucose (1500 µg C g<sup>-1</sup> soil) (Bradley & Fyles, 1995a). The amendments were applied as 250 mg mixtures with talc and dispersed throughout the samples using a kitchen handmixer with one beater. The glucose-amended forest floor samples were then transferred into 125 ml gas sampling jars and left uncovered for 100 min to reach optimum substrate induced respiration (SIR) rates (Anderson & Domsch, 1978). These were then flushed for 5 min with ambient air, sealed for 30 min, and headspace air was analysed for CO<sub>2</sub> concentration using the GC (as described above). SIR rates were converted to MB using equations derived by Anderson & Domsch (1978).

#### 1.2.4 Statistical analyses

For each treatment, we computed potential nitrification rate, basal respiration rate and microbial biomass in the forest floor by averaging values of the 20 sample quadrats in each plot. Skewness in the nitrification data could not be removed by transformation, therefore we used DISTLM v.5 software (Anderson, 2004a), which is a distribution-free permutation-based ANOVA, to test the effects of deer density, forest cover, and their interaction on this variable. The experimental layout was a split-plot design, with deer density as the whole-plot factor and forest cover as the sub-plot factor. Where significant interactions were found, we compared the effects of deer density within each level of forest cover using simple main effects contrasts (Woodward *et al.*, 1990). Relationships between indices of available C and log-transformed values of potential nitrification in clearcut and forest plots were analyzed using simple linear regressions (SAS Institute Inc., 2003).

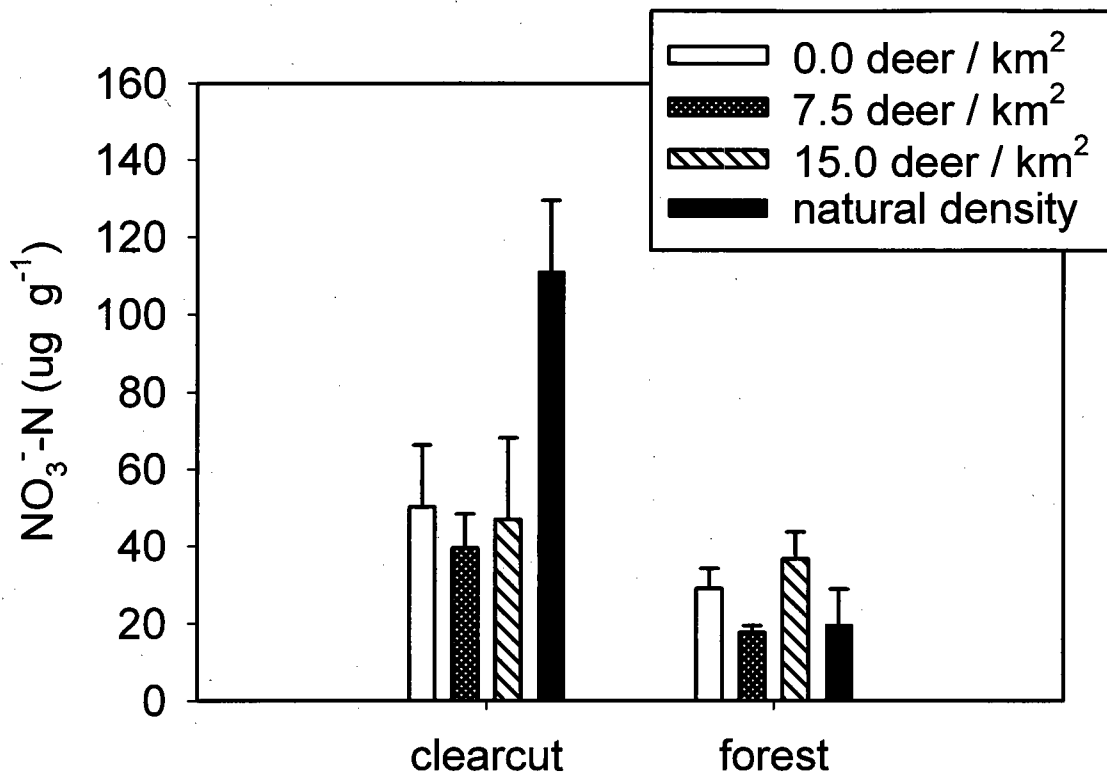
In order to compare the relative impact of deer densities on plant communities in forest versus clearcut plots, we averaged the percent cover of each plant species within each treatment plot and analyzed these by principal component analysis (PCA) using the “vegan” library in “R” statistical software (Oksanen *et al.*, 2008). The dispersion of first and second principal component scores for forest and clearcut plots were then compared using Levene’s test for equality of variances (Levene, 1960). We also compared the dispersion of these data within each cover type using PERMDISP software (Anderson, 2004b), a non-parametric permutation-based multivariate test for equality of variances. Rare species accounting for less than 1% of total cover were removed from these analyses because they contributed many zero values to the data matrix. The relationships between deer densities in clearcut plots, the three most abundant nitrophilous (Godefroid, 2004; Sujetoviene, 2007) species (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Fragaria virginiana* Duchesne and *Rubus pubescens* Raf.) and the sum of the eight graminoid taxa (*Agropyron* sp., *Carex* sp., *Calamagrostis canadensis*

(Michx.) Nutt., *Luzula acuminata* Raf., *Phleum pratense* L., *Poa* sp., *Schizachne purpurascens* (Torr.) Swallen, and unidentified Poaceae) were analyzed using linear and logarithmic regression models (SAS Institute Inc., 2003).

### 1.3 Results

Potential nitrification rates were higher in clearcut ( $61.9 \pm 11.2 \mu\text{g g}^{-1}$ ) than in forest plots ( $25.7 \pm 3.6 \mu\text{g g}^{-1}$ ), but the response to cutting depended strongly on deer population density ( $F_{\text{interaction}}=6.73$ ,  $P<0.01$ , 8 d.f.). More specifically, potential nitrification in clearcut plots was significantly ( $F=31.49$ ,  $P<0.001$ , 8 d.f.) higher at the highest (i.e. natural) deer density, whereas deer density had no effect on potential nitrification in forest plots (Fig. 1). Deer density had no effect on indices of available C in forest plots, but potential nitrification rate decreased as microbial biomass ( $P<0.05$ ) and basal respiration rate ( $P<0.01$ ) increased (Fig. 2a, b). In contrast, potential nitrification in clearcut plots increased with microbial biomass ( $P<0.10$ ), but only after eliminating one outlier (Fig. 2c).

Results from PCA based on vegetation inventory data showed a clear segregation of clearcut and forest plots along the first principal component, which accounted for 30% of the total variability in the data set (Fig. 3). Levene's test revealed a greater variability of first principal component scores ( $P=0.05$ ,  $F=4.19$ , 1 d.f.) among clearcut than among forest plots. PERMDISP analysis on the other hand, which uses all of the information in the data set, revealed a lower significance level ( $P=0.11$ ,  $F=2.68$ , 1 d.f.) for this comparison. The three most common nitrophilous herbaceous species found in clearcut plots decreased as deer density increased (Fig. 4a,b,c). The estimated sum of their cover was 30% in the absence of deer, and only 3% at the highest deer density (Fig. 4d). In contrast, when the sum of graminoid plant cover was regressed against deer density, it increased from 2% in the absence of deer to 18% at the highest deer density (Fig. 4e).



**Figure 1.** Effect of white-tailed deer density on potential nitrification in the forest floor of clearcut and forest plots in balsam fir dominated stands of Anticosti Island, Québec, Canada. Bars represent the mean value of three replicate plots; vertical lines = 1 S.D.

#### 1.4 Discussion

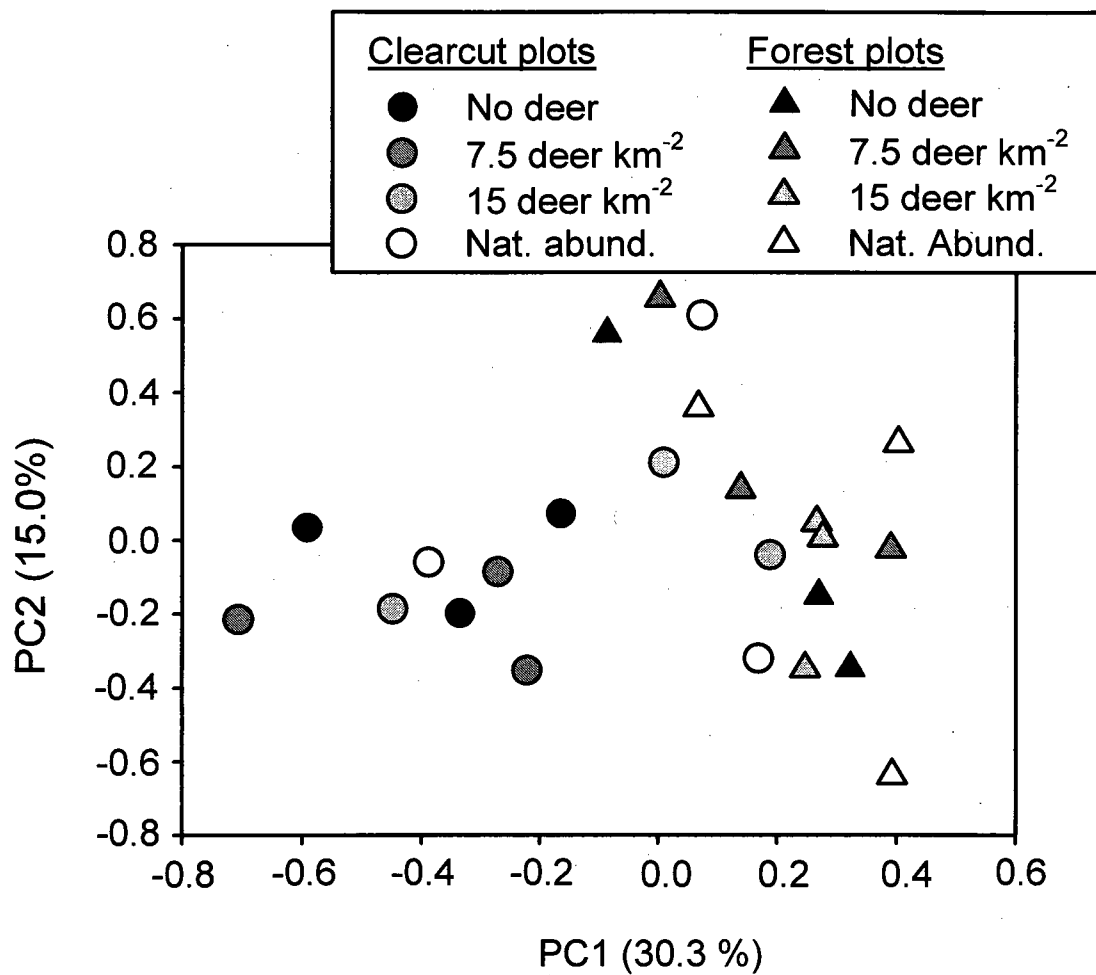
Our results show that a soil  $\text{NO}_3^-$  flush is detectable six years after clearcutting on Anticosti Island, and that the magnitude of this flush is influenced by deer density. Given that natural deer densities may vary considerably from year to year due to factors such as winter severity,



predation rate or hunting kills, our results suggest that regional differences in the timing and magnitude of the post-disturbance soil  $\text{NO}_3^-$  flush can be partly attributed to temporal variations in the top-down effects of large herbivores such as white-tailed deer. Based on evidence obtained from this and other studies, we propose and discuss the merits of possible mechanisms that could explain this interaction between forest disturbance and deer browsing intensity.

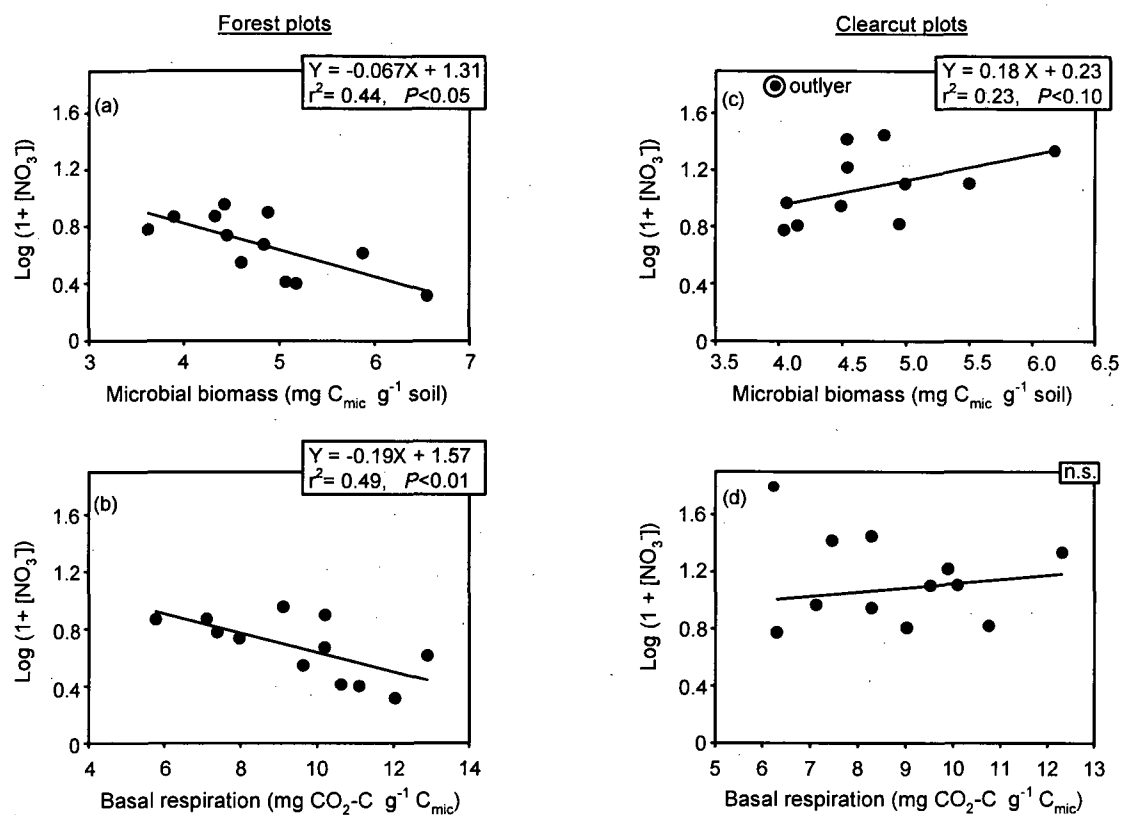
Pastor *et al.* (1993) proposed that moosebrowsing reduces the quantity and chemical quality of plant litter in forest ecosystems, which in turn depresses C and N cycling in the forest floor. In our study, however, there was no relationship between deer browsing and these two variables in forest plots. Results from PCA and PERMDISP imply that the vegetation response to a reduction in deer browsing pressure is faster in clearcut than in forest plots, which may explain why deer density had no effect on potential nitrification in forest plots. The fact that available C and potential nitrification were negatively correlated (Fig. 2a,b) suggests that net nitrification in forest plots was controlled by microbial immobilization of  $\text{NO}_3^-$  (Hart *et al.*, 1994), more so than by deer browsing effects on gross nitrification rates.

In clearcut plots, high deer densities had the opposite effect on potential nitrification than we had predicted based on results from previous studies (Pastor *et al.*, 1993; Harrison & Bardgett, 2004), which suggests that intense browsing either increased litter quality or triggered alternative mechanisms that would lead to higher potential nitrification rates. Higher litter quality induced by browsing is unlikely, given the high correlation between digestibility and decomposability of plant material (Cornelissen *et al.*, 2004).

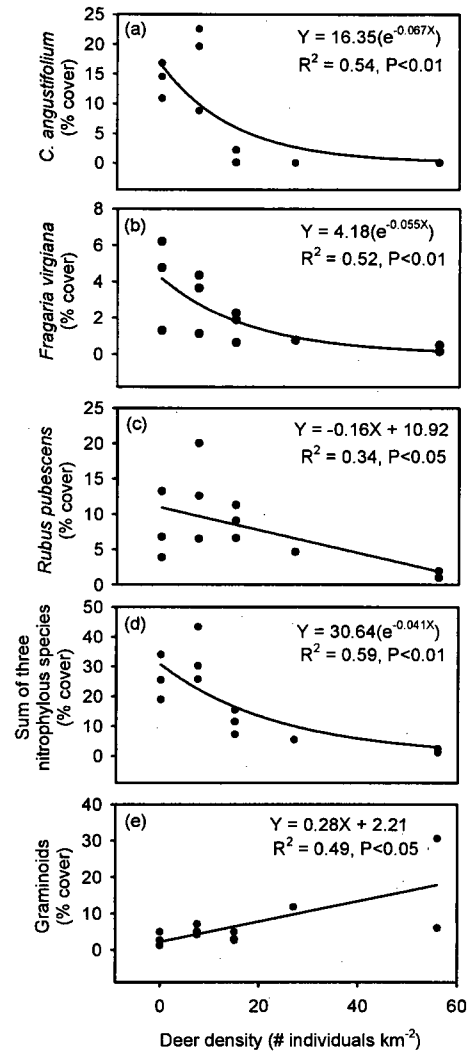


**Figure 2. Ordination biplot of the 24 sample plots resulting from principal component analysis (PCA) of understory plant community composition.**

Alternatively, feces and urine constitute an easily-decomposable, nutrient-rich resource that can stimulate soil C and N mineralization (Molvar *et al.*, 1993). To corroborate this hypothesis, we would need to show that deer defecated more frequently in clearcut than in forest plots, as the effect of deer densities on potential nitrification occurred only in clearcut plots. In a prior study, Coulombe (2006) concluded that deer in these experimental plots spent roughly the same amount of time per area in clearcut and forest plots during summer, but data are lacking on their defecation habits. Even if deer were to defecate more in clearcut plots, some have argued that N inputs via feces and urine of large herbivores are too small to compensate negative effects of browsing on N cycling in forest ecosystems (Pastor *et al.*, 1988; Hobbs, 2006). To verify this, we gleaned data from Pletscher (1987), who estimated annual soil N inputs via the feces and urine of a mature white-tailed deer to be about 5.62 kg y<sup>-1</sup>. Extrapolating these estimates further, total soil N inputs via feces and urine in our highest natural density plots would be about 3.14 kg ha<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>, or two orders of magnitude lower than recommended forest N fertilization rates (Strengbom & Nordin 2008). It has also been argued that deer fecal droppings are very local, which would reduce the likelihood of establishing sampling quadrats exactly where droppings occur (Augustine & Frank, 2001). To that point it can be argued that white-tailed deer defecate on average 12.7 times per day (Eberhart & van Etten, 1956), and assuming that each dropping affects an area of about 1 m<sup>2</sup>, it is thus possible for 26% of the total area in our high deer density plots to be littered annually with fecal droppings. Furthermore, this may be a conservative estimate, as it excludes the area affected by urine inputs. Thus, although the total annual N-input by feces and urine appears to be modest, there likely was a 1-in-4 probability for each quadrat in high density plots to have been established over an area locally affected by current-year droppings. In short, there are grounds not to dismiss soil N inputs via feces and urine as a possible explanation for differences in potential nitrification among our experimental plots, but more research is required to validate this claim.



**Figure 3.** Relationship between two indices of available C (microbial biomass and basal respiration rate) and potential nitrification in the forest floor of clearcut and balsam fir dominated forest plots. Outlier point shown in frame (c) was excluded from linear regression analysis. Regression model (dashed line) of data in frame (d) is non-significant (n.s. =  $P > 0.10$ ).



**Figure 4.** The effect of deer population size on the percent cover of three nitrophilous plants species (a,b,c), on the sum their cover (d), and on total percent cover of eight graminoid plant species in 7 year-old clearcut plots following six consecutive years of controlled grazing.

A second plausible explanation for observing higher  $\text{NO}_3^-$  concentrations in high deer density clearcut plots is a shift in plant community composition in these plots that would stimulate potential nitrification. Although several studies have reported an increase in the recruitment of white spruce due to browsing (Rooney & Waller, 2003; McInnes *et al.*, 1992), which would ostensibly reduce soil nitrification, such is not the case on Anticosti Island where white spruce recruitment is as high in deer exclosures as in natural deer density plots following eight decades of chronic heavy browsing (Tremblay *et al.*, 2007). Even if white spruce recruitment had been higher in high deer density plots, the relative slow growth and high needle longevity of this species implies that its presence would have little effect on soil nutrient cycling in the first decade following disturbance. It is essential to understand that the potential nitrification assay we used considers the initial (i.e., pre-incubation) soil  $\text{NO}_3^-$  pool to be part of the  $\text{NO}_3^-$  pool that is potentially available (Powers, 1980). Hence, the elimination of fast-growing early-seral nitrophilous species such as *C. angustifolium*, *F. virginiana* and *R. pubescens* at high deer densities may have increased pre-incubation soil  $\text{NO}_3^-$  pools and, consequently, potential nitrification in clearcut plots. The importance of the vegetation sink in controlling forest floor  $\text{NO}_3^-$  following clearcutting has been inferred by various root trenching experiments (e.g. Vitousek *et al.*, 2008) and N budget studies (Kimmins *et al.*, 2002).

A third plausible explanation for the higher soil  $\text{NO}_3^-$  concentrations measured on high deer density clearcut plots concerns the progressive conversion of early-seral forest vegetation to graminoid rangeland plant communities. Given the small size of our sampling quadrats, data shown in Fig. 4e do not represent the full extent of this phenomenon. In a recent landscape-level study of plant community dynamics on Anticosti Island, Barrette *et al.* (in prep.) concluded that about two-thirds of recently disturbed forest sites have regressed toward an open rangeland structure dominated by graminoids, notably *Calamagrostis canadensis*. Although some have claimed that grasses are rarely consumed by white-tailed deer (e.g.

Horsley *et al.*, 2003), visual observations of their feeding habits on Anticosti Island has confirmed that *C. canadensis* is extensively browsed, especially the young shoots (Tesky, 1992). This perennial grass species is tolerant to browsing because of its basal leaf meristem (Gloser, 2002) and, like most grasses, it is expected to shunt a large proportion of its photosynthate belowground (Jackson *et al.*, 1997). Increased rhizodeposition, resulting from a browser-induced succession towards rangeland plant communities, could stimulate microbial growth and soil nitrogen dynamics (Bradley & Fyles, 1995b; Frank *et al.*, 2000).

In summary, our results confirm that clearcutting on Anticosti Island may increase nitrification rates in the forest floor. We have also shown that differences in deer-browsing intensity may significantly affect the magnitude of this  $\text{NO}_3^-$  flush. Indeed, the two proposed explanations that address plant community composition and rhizodeposition are the most plausible. We conclude, therefore, that the size of large herbivore populations be factored into conceptual or predictive model calculations of forest soil N cycling.

### **1.5 Acknowledgements**

The study was funded by the NSERC-Produits forestiers Anticosti Industrial Research Chair. We are grateful to Dr. W. F. J. Parsons for statistical advice.

### **1.6 References**

Anderson, M.J., 2004a. DISTLM v.5: A FORTRAN computer program to calculate a distance-based multivariate analysis for a linear model. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.

Anderson, M.J., 2004b. PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.

Anderson, T.H., & K.H. Domsch, 1978. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 10: 215-221.

Augustine, D.J., & D.A. Frank, 2001. Effects of migratory ungulates on spatial heterogeneity of soil nitrogen properties on a grassland ecosystem. *Ecology*, 82: 3149-3162.

Barg, A.K., & R.L. Edmonds, 1999. Influence of partial cutting on site microclimate, soil nitrogen dynamics, and microbial biomass in Douglas-fir stands in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 705-713.

Barrette, M., Bélanger, L. & L. DeGrandpré. In prep. Gradual cover degradation and ecological shift of overmature primeval balsam fir forest under novel chronic deer browsing, Anticosti Island, Quebec.

Bradley, R.L., 2001. An alternative explanation for the post-disturbance  $\text{NO}_3^-$  flush in some forest ecosystems. *Ecology Letters*, 4: 412-416.

Bradley, R.L., & J.W. Fyles, 1995a. A kinetic parameter describing soil available carbon and its relationship to rate increase in C mineralization. *Soil Biology & Biochemistry*, 27: 167-172.

Bradley, R.L. & J.W. Fyles, 1995b. Growth of paper birch (*Betula papyrifera*) seedlings increases soil available C and microbial acquisition of soil-nutrients. *Soil Biology & Biochemistry*, 27: 1565-1571.

Bradley, R.L. & W.F.J. Parsons, 2007. Net and gross mineral N production rates at three levels of forest canopy retention: evidence that  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_3^-$  dynamics are uncoupled. *Biology and Fertility of Soils*, 43: 599-602.

Bradley, R.L., Kimmins, J.P. & W.L. Martin, 2002a. Post-clearcutting chronosequence in the B.C. coastal western hemlock zone: II. Tracking the assart flush. *Journal of Sustainable Forestry*, 14: 23-43.

Bradley, R.L., Kimmins, J.P. & W.L. Martin, 2002b. Post-clearcutting chronosequence in the B.C. coastal western hemlock zone: III. Sinks for mineralised or dissolved organic N. *Journal of Sustainable Forestry*, 14: 45-68.

Buckland, S.T., Anderson, D.R., Burnham, K.P., Laake, J.L., Borchers, D.L. & L. Thomas. 2001. Introduction to distance sampling: estimating abundance of biological populations. Oxford University Press, New York.



Cornelissen, J.H.C., Quested, H.M., Gwynn-Jones, D., Van Logtestijn, R.S.P., De Beus, M.A.H., Kondratchuk, A., Callaghan, T.V. & R. Aerts, 2004. Leaf digestibility and litter decomposability are related in a wide range of subarctic plant species and types. *Functional Ecology*, 18: 779-786.

Coulombe, M.-L., 2006. Effets de la densité de population sur le comportement d'approvisionnement et le budget d'activité du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) à l'île d'Anticosti. Mémoire de maîtrise, Université Laval, Québec.

Eberhardt, L. & R.C. van Etten, 1956. Evaluation of the pellet group count as a deer census method. *Journal of Wildlife Management*, 20: 70-74.

Frank, D.A., Groffman, P.M., Evans, R.D. & B.F. Tracy, 2000. Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia*, 123: 116-121.

Gingras, A., Potvin, F. & B. Rochette, 1993. Inventaire aérien du cerf dans trois zones forestières de l'île d'Anticosti, en relation avec une épidémie appréhendée d'arpenteuse de la pruche. Rapport 2132. Ministère du Loisir, Chasse et Pêche, Québec, Canada.

Gloser, V., 2002. Seasonal changes of nitrogen storage compounds in a rhizomatous grass *Calamagrostis epigeios*. *Biologia Plantarum*, 45: 563-568.

Godefroid, S. 2001. Temporal analysis of the Brussels flora as indicator for changing environmental quality. *Landscape and Urban Planning*, 52: 203-224.

Grenon, F., Bradley, R.L., Joanisse, G., Titus, B.D. & C.E. Prescott, 2004. Mineral N availability for conifer growth following clearcutting: responsive versus non-responsive ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 188: 305-316.

Grondin, P., Anseau, C., Bélanger, L., Bergeron, J.-F., Bergeron, Y., Bouchard, A., Brisson, J., De Grandpré, L., Gagnon, G., Lavoie, C., Lessard, G., Payette, S., Richard, P.J.H., Saucier, J.-P., Sirois, L. & L. Vasseur, 1996. Écologie forestière. Pages 134-279 in *Ordre des ingénieurs forestiers du Québec (eds.). Manuel de Foresterie*. Presses de l'Université Laval, Québec, Canada.

Harrison, K.A. & R.D. Bardgett, 2004. Browsing by red deer negatively impacts on soil nitrogen availability in regenerating native forest. *Soil Biology & Biochemistry*, 26: 115-126.

Hart, S.C., Nason, G.E., Myrold, D.D. & D.A. Perry, 1994. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: the carbon connection. *Ecology*, 75: 880-891.

- Hobbs, N.T., 2006. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. Pages 261-288 In K. Danell, R. Bergstrom, P. Duncan, & J. Pastor (eds.). *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Horsley, S.B., Stout, S.L. & D.S. DeCalesta, 2003. White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecological Applications*, 13: 98-118.
- Jackson, R.B., Mooney, H.A. & E.D. Schulze, 1997. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94: 7362-7366.
- Joanisse, G.D., Bradley, R.L., Preston, C.M. & A.D. Munson, 2007. Soil enzyme inhibition by condensed litter tannins may drive ecosystem structure and processes: the case of *Kalmia angustifolia*. *New Phytologist*, 175: 535-546.
- Joanisse, G.D., Bradley, R.L., & C.M. Preston. 2008. Do late-successional tannin-rich plant communities occurring on highly acidic soils increase the DON/DIN ratio? *Biology and Fertility of Soils*, 44: 903-907.
- Kimmins, J.P., Martin, W.L. & R.L. Bradley, 2002. Post-clearcutting chronosequence in the B.C. coastal western hemlock zone III. Sinks for mineralized or dissolved organic N. *Journal of Sustainable Forestry*, 14: 45-68.
- Lapointe, B., Bradley, R.L. & B. Shipley. 2005. Mineral nitrogen and microbial dynamics in the forest floor of clearcut or partially harvested successional boreal forest stands. *Plant and Soil*, 271: 27-37.
- Lavoie, M. & R.L. Bradley, 2003. Short-term increases in relative nitrification rates due to trenching in forest floor and mineral soil horizons of different forest types. *Plant and Soil*, 252: 367-384.
- Levene, H., 1960., Robust tests for equality of variances. Pages 278-292 in Olkins, I. (ed.). *Contributions to Probability in Statistics*. Stanford University Press, Stanford, U.S.
- Likens, G.E., Bormann, F.H., Johnson, N.M., Fisher, D.W. & R.S. Pierce, 1970. Effects of clearcutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed ecosystem. *Ecological Monographs*, 40: 23-47.
- McInnes, P.F., Naiman, R.J., Pastor, J. & Y. Cohen, 1992. Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology*, 73: 2059-2075.

- Molvar, E.M., Bowyer, R.T. & V. van Ballenberghe, 1993. Moose herbivory, browse quality, and nutrient cycling in an Alaskan treeline community. *Oecologia*, 94: 472-479.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G.L. & M.H.H. Stevens, 2008. *vegan : Community Ecology Package*. R package version 1.11-0. <http://cran.r-project.org/>, <http://vegan.r-forge.r-project.org/>
- Paavolainen, L. & A. Smolander, 1998. Nitrification and denitrification in soil from a clear-cut Norway spruce (*Picea abies*) stand. *Soil Biology & Biochemistry* 30: 775-781.
- Pastor, J., Naiman, R.J., Dewey, B & P. McInnes, 1988. Moose, microbes, and the boreal forest. *Bioscience*, 38: 770-777.
- Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F. & Y. Cohen, 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology*, 74: 467-480.
- Pietikäinen, J., Vaijärvi, E., Ilvesniemi, H., Fritze, H. & C.J. Westman, 1999. Carbon storage of microbes and roots and the flux of CO<sub>2</sub> across a moisture gradient. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 1197-1203.
- Pletscher, D.H., 1987. Nutrient budgets for white-tailed deer in New England with special reference to sodium. *Journal of Mammalogy*, 68: 330-336.
- Potvin, F. & B. Boots, 2004. Winter habitat selection by white-tailed deer on Anticosti Island 2: relationship between deer density from an aerial survey and the proportion of balsam fir forest on vegetation maps. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 671-676.
- Potvin, F., Beaupré, P., Gingras, A. & D. Pothier, 2000. Le cerf et les sapinières de l'île d'Anticosti. Rapport 4286-00-02, Société de la Faune et des Parcs du Québec, Québec, Canada.
- Potvin, F., Beaupré, P. & G. Laprise, 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Québec: a 150 year process. *Écoscience*, 10: 487-495.
- Powers, R.F., 1980. Mineralizable soil nitrogen as an index of nitrogen availability to forest trees. *Soil Science Society of America Journal*, 44: 1314-1320.
- Rochette, B. & A. Gingras, 2007. Inventaire aérien du cerf de Virginie de l'île d'Anticosti – Été 2006. Direction de l'aménagement de la faune de la Côte-Nord. Ministère des ressources naturelles et de la faune, Québec, Canada.

Rooney, T.P. & D.M. Waller, 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 181: 165-176.

SAS Institute Inc., 2003. SAS 9.1 – The Power to Know. SAS Institute Inc. Cary, NC.

Sauvé, D.G. & S.D. Côté, 2007. Winter forage selection in white-tailed deer at high density: Balsam fir is the best of a bad choice. *Journal of Wildlife Management*, 71: 911-914.

Soil Classification Working Group, 1998. The Canadian System of Soil Classification (3rd ed.). NRC Research Press, Ottawa, Canada. 164 pp.

Strengbom, J. & A. Nordin, 2008. Commercial forest fertilization causes long-term residual effects in ground vegetation of boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 256: 2175-2181.

Sujetoviene, G. 2007. Plants of a coniferous forest as indicators of nitrogen enrichment in soils under the influence of atmospheric deposition. Pp. 122-123 *In* Proceedings of the Eco-Balt International Conference (May 10-11, 2007), Riga, Latvia.

Tesky, J.L., 1992. *Calamagrostis canadensis*. In Fire Effects Information System. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory. Available online: <http://www.fs.fed.us/database/feis/>.

Thomas, L., Laake, J.L., Strindberg, S., Marques, F.F.C., Buckland, S.T., Borchers, D.L., Anderson, D.R., Burnham, K.P. Hedley, S.L., Pollard, J.H. & J.R.B. Bishop, 2002. Distance 4.0 V. Release 1. Research Unit for Wildlife Population Assessment, University of St. Andrews, UK.

Tremblay, J.P., Huot, J. & F. Potvin, 2006. Divergent nonlinear responses of the boreal field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia*, 150: 78-88.

Tremblay, J.P., Huot, J. & F. Potvin, 2007. Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology*, 44: 552-562.

Tremblay, J.P., Thibault, I., Dussault, C., Huot, J. & S.D. Côté, 2005. Long-term decline in white-tailed deer browse supply: can lichens and litterfall act as alternative food sources that preclude density-dependant feedbacks? *Canadian Journal of Zoology*, 83: 1087-1096.

Woodward, J.A., Bonett, D.G. & M.-L. Brecht, 1990. Pages 171-223 in Introduction to Linear Models and Experimental Design. Harcourt Brace Jovanovich Inc., San Diego, CA.

## CHAPITRE 2

### SOIL DEPTH AND CLAY CONTENT AS CONTRIBUTING FACTORS TO POST-DISTURBANCE BALSAM FIR AND PAPER BIRCH REGENERATION UNDER HEAVY BROWSING FROM DEER ON ANTICOSTI ISLAND, CANADA

#### Référence complète

Dufresne, M., Bradley, R. L., Tremblay, J.-P. et Côté, S.D. (2010). Soil depth and clay content as contributing factors to post-disturbance balsam fir and paper birch regeneration under heavy browsing from deer on Anticosti Island, Canada. Soumis à *Écoscience*, XX: 000-000.

#### Avant-propos

L'objectif de ce chapitre est d'identifier certaines variables du sol qui pourraient influencer le succès de régénération de la sapinière à bouleau blanc de l'Est en contexte de forte pression d'herbivorie par le cerf de Virginie. L'hypothèse de base est que certaines caractéristiques du sol correspondant à une faible fertilité (faible profondeur, faible contenu en argile, faibles concentrations des cations basiques, pH acide) facilitent la régénération naturelle du sapin baumier en lui conférant de fortes concentrations de composés secondaires de défense dans les feuilles.

Pour vérifier nos hypothèses, nous avons concentré nos efforts sur un secteur précis de l'île d'Anticosti. Cette zone située dans le centre sud de l'île, dominée par des peuplements de sapin baumier, a subi une épidémie d'arpenteuse de la pruche (*Lambdina fuscicollis*)

*fiscellaria* (Guen.)) au tout début des années 1970. Suite à cette épidémie, un inventaire aérien a été réalisé afin de cartographier les types de peuplement affectés ainsi que le pourcentage de mortalité subi dans chacun de ces peuplements. Afin de réduire la variabilité dans la densité de semis au sol, nous avons sélectionné seulement les sapinières matures ayant subi une mortalité de 100% à la suite de l'épidémie, à partir des données d'inventaire de 1973. Dans 49 parcelles circulaires de 100 m<sup>2</sup>, positionnées aléatoirement dans les polygones forestiers adéquats, nous avons échantillonné le sol (horizon B) en plus de mesurer la profondeur des racines et l'épaisseur de l'humus. Finalement nous avons dénombré le nombre de tiges de plus de 2 m de hauteur pour chaque espèce d'arbre. Nos résultats montrent que le sapin baumier est souvent plus abondant sur les sols minces (enracinement superficiel) alors que le bouleau blanc est souvent présent sur les sols plus profonds. La présence du bouleau est en fait assez étonnante, puisque cette espèce est fortement sélectionnée par le cerf. Nous n'avions pas d'informations sur sa présence avant de visiter les parcelles, et c'est pourquoi nous n'y faisons pas allusion dans l'introduction de l'article.

Avec ce travail, nous proposons que des concepts classiques concernant l'effet de la fertilité sur la chimie des plantes et ultimement sur l'alimentation des herbivores puissent s'avérer déterminants dans un écosystème où un macro-herbivore surabondant semble constituer le seul élément déterminant dans la structure des communautés végétales. Nous proposons également un mécanisme lié à la fertilité du sol qui maximise l'exclusion mutuelle du sapin et du bouleau. En effet, nous suggérons que le mécanisme qui permet la régénération du sapin serait basé sur l'expression de fortes concentrations de composés de défense sur les sols pauvres, laquelle chimie secondaire aurait la capacité de diminuer la susceptibilité à l'herbivorie par le cerf. Pour le bouleau blanc, nous proposons un mécanisme basé sur une croissance rapide des semis sur les sols plus fertile. Une disponibilité accrue des ressources

engendrée par l'ouverture de la canopée pourrait permettre à certains semis d'atteindre rapidement une hauteur suffisante pour échapper au broutement sur les sols fertiles.

J'ai développé les hypothèses en étroite collaboration avec Pierre Beaupré du MRNF. Dr. Caroline Girard m'a beaucoup aidé avec l'utilisation du logiciel Arcview. Mon directeur m'a encadré pour le volet pédologique du travail et pour la rédaction; alors que Jean-Pierre Tremblay et Steeve Côté ont su apporter beaucoup en ce qui concerne l'aspect «cerf et sapinière» de l'article. J'ai procédé à l'échantillonnage avec l'aide d'assistants, puis en laboratoire, j'ai coordonné le travail de deux assistants en plus de participer aux analyses. J'ai bénéficié de l'aide du Dr. W. F. J. Parsons pour l'analyse statistique.

**Soil depth and clay content as contributing factors to post-disturbance  
balsam fir and paper birch regeneration under heavy browsing from deer  
on Anticosti Island, Canada**

(SHORT COMMUNICATION)

Mathieu DUFRESNE, Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke,  
Québec, J1K 2R1, Canada.

Robert L. BRADLEY<sup>1</sup>, Département de biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke,  
Québec, J1K 2R1, Canada.

Jean-Pierre TREMBLAY, Département de biologie, Centre d'études nordiques and Chaire  
industrielle CRSNG-Produits forestiers Anticosti, Université Laval, Ste-Foy, Québec,  
G1V 0A6, Canada.

Steeve D. CÔTÉ, Département de biologie, Centre d'études nordiques and Chaire  
industrielle CRSNG-Produits forestiers Anticosti, Université Laval, Ste-Foy, Québec,  
G1V 0A6, Canada.

<sup>1</sup> Author for correspondence: [Robert.bradley@usherbrooke.ca](mailto:Robert.bradley@usherbrooke.ca)



**Abstract:** The successful regeneration of balsam fir and paper birch in the south-central portion of Anticosti Island, despite a high-density of deers, is not well understood. The area where this regeneration occurred was severely affected by a hemlock looper epidemic in the early 1970s, and was specifically confined to one geological formation. We tested whether the occurrence of balsam fir and paper birch coincided with soil properties (pH, exchangeable cations, soil depth, clay content and forest floor thickness). Of 49 plots surveyed, balsam fir and paper birch occurred respectively on 30 and 25 plots, while black or white spruce occurred on all plots. Balsam fir and paper birch co-occurred in 15 plots where the relative abundance of paper birch was very low. Multivariate regression trees (MRT) indicated that balsam fir occurred on shallow soils whereas paper birch occurred on deep soils. On shallow soils, MRT indicated a better regeneration of balsam fir in soils with low clay content. Results suggest two concurrent mechanisms related to site fertility leading to the regeneration of balsam fir and paper birch. The first involves low fertility conditions that stimulate balsam fir to produce higher concentrations of anti-herbivore compounds. The second mechanism involves clumps of coarse woody debris overlying more fertile soils, which could favor recruitment, protection and avoidance of paper birch seedlings, and increase the browsing tolerance of successfully established saplings.

**Keywords:** balsam fir, bottom-up pressures, forest regeneration, paper birch, white-tailed deer

**Résumé:** Une bonne régénération de sapin baumier et de bouleau à papier a été observée dans certains secteurs situés au centre-sud de l'île d'Anticosti, en dépit d'une pression de broutement élevée par le cerf de Virginie. Cette régénération était circonscrite à une formation géologique spécifique comprise dans un secteur ayant été affecté par une épidémie d'arpenteuse de la pruche en 1971. Une étude de terrain fut entreprise pour voir si l'occurrence de ces deux espèces coïncidait avec certaines propriétés du sol (pH, cations échangeables, profondeur, % d'argile et épaisseur de la couche morte). Le sapin baumier et le bouleau à papier ont été observés respectivement dans 30 et 25 des 49 parcelles étudiées, alors que les épinettes blanche ou noire étaient présentes dans toutes les parcelles. Les deux espèces se sont retrouvées ensemble dans 15 parcelles, mais dans tous ces cas l'abondance relative du bouleau à papier était très faible. Des arbres de régressions multivariées (ARM) nous indiquent que le sapin baumier est favorisé sur les sols superficiels, et le bouleau à papier sur les sols profonds. Sur les sols peu profonds, les ARM indiquent une meilleure régénération du sapin baumier sur les sols avec peu d'argile. Les résultats suggèrent deux mécanismes reliés à la fertilité du sol qui permettent la régénération du sapin baumier et du bouleau à papier. D'une part, une basse fertilité pourrait stimuler le sapin baumier à produire plus de composées secondaires impliqués dans la défense contre l'herbivorie. D'autre part, il se peut que les amas de débris ligneux sur des sols fertiles favorisent le recrutement et la protection des semis de bouleaux et augmentent la tolérance des gaules à l'herbivorie.

**Mots-clés:** bouleau à papier, cerfs de Virginie, pressions « bottom-up », régénération de la forêt, sapin baumier.

**Nomenclature:** Gleason & Cronquist, 1991

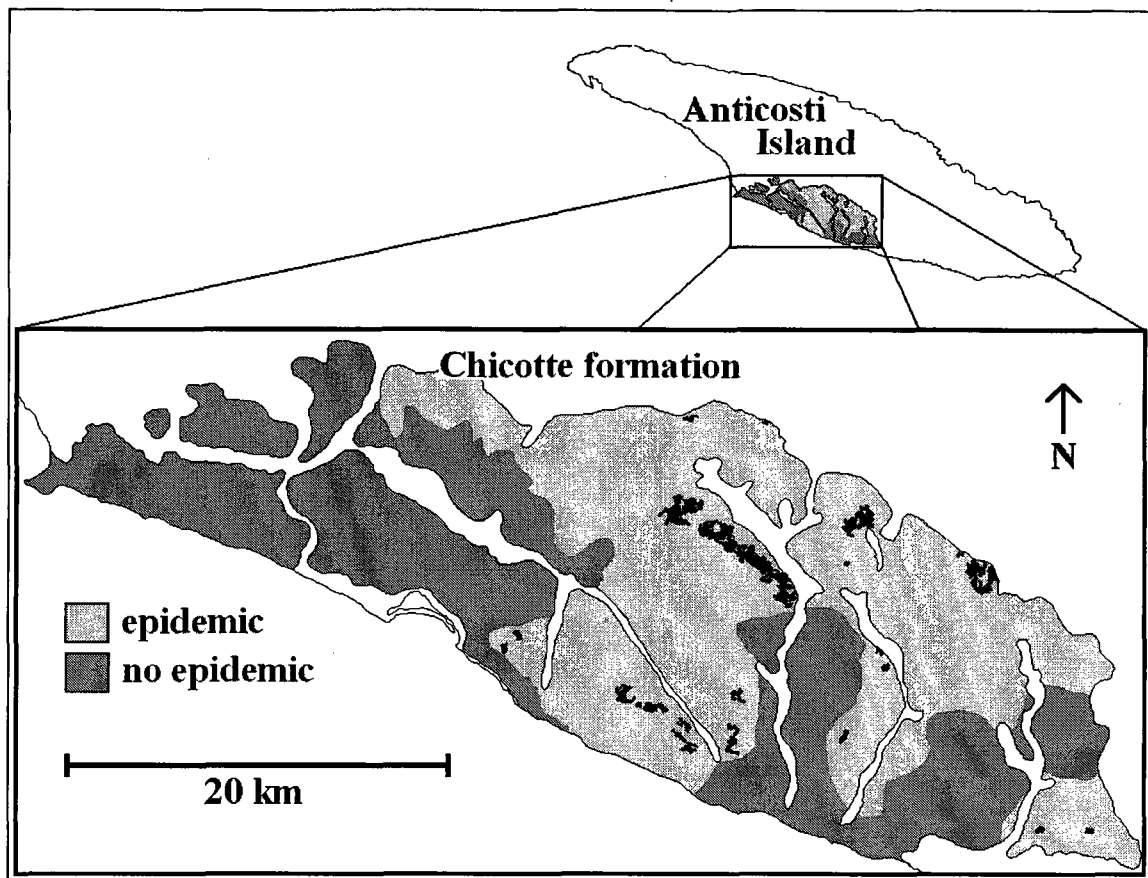
## 2.1 Introduction

Large herbivore populations can modify plant communities via selective foraging, trampling and excretions (Côté *et al.*, 2004; Terborgh *et al.*, 2006). This, in turn, may affect nutrient cycling, soil fertility and ecosystem productivity (Singer & Schoenecker, 2003). Such “top-down” pressures on ecosystem functioning are especially prevalent in predator-free situations with high stochastic variability in environmental conditions, where herbivore populations may reach very high densities (Sæther, 1997). For example, a white-tailed deer (*Odocoileus virginianus* Zimmermann) population introduced to Anticosti Island (Canada) over a century ago has risen to  $> 50$  deer  $\text{km}^{-2}$  in some areas (Tremblay *et al.*, 2007), resulting in the widespread eradication of deciduous shrubs and the conversion of balsam fir (*Abies balsamea* L.) dominated forests to either white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) stands (Potvin *et al.*, 2003) or parkland communities (Barrette *et al.*, in prep.). Balsam fir, which is the principal winter forage for deer on Anticosti Island (Lefort *et al.*, 2007), is unlikely to regenerate at such high deer densities.

Despite a high density of deer, Chouinard and Filion (2005) noted successful regeneration of balsam fir stands in certain areas in the south-central portion of Anticosti Island. In the course of the present study, we also found successful regeneration of another susceptible species, paper birch (*Betula papyrifera* Marsh.). The portion of the island where this regeneration occurred had previously been dominated by mature balsam fir stands, but was ravaged in 1971-72 by a hemlock looper (*Lambdina fuscicollis* Guen.) epidemic covering 1165  $\text{km}^2$ . Closer inspection of the disturbed area (350  $\text{km}^2$ ) revealed that balsam fir regeneration was mainly confined to one specific geologic formation known as “Chicotte” (Figure 5). This formation, which covers approximately 700  $\text{km}^2$ , dates back to the upper Llandovery (Telychian) and is characterized paleontologically as a speciose and crinoid-rich sand-shoal complex (Petryk, 1981; Desrochers, 2006). The strong correlation between

balsam fir / paper birch regeneration and geologic formation suggested that a “bottom-up” mechanism, such as edaphic properties possibly controlling forage quality, may dominate over top-down pressures in the Chicotte formation. The regeneration of these two species on the Chicotte formation remained patchy, however, despite the pre-disturbance vegetation being relatively uniform (MRNF, 1973). This led us to hypothesize that specific soil characteristics within some parts of the Chicotte formation controlled the regeneration of balsam fir and paper birch.

Considering the time that had elapsed since the epidemic disturbance (i.e. 35 y), our study focused on physico-chemical properties of the mineral soil rather than on forest floor properties that are strongly related to stand composition. We thus measured base cation concentrations, pH, clay content and mineral soil depth. Forest floor thickness was used as an indicator of drainage class, because indicator understory plant species were likely to have been overbrowsed (Tremblay *et al.*, 2006). Based on the carbon-nutrient balance model (Bryant *et al.*, 1983), we hypothesized that low fertility conditions such as shallow soils, low pH, low clay content or low base cation concentrations, would confer to plants stronger anti-herbivore chemical defences and correlate, therefore, with successful balsam fir and paper birch regeneration.



**Figure 5.** Map of Anticosti Island outlining the Chicotte geologic formation. Black areas in the magnified map at the bottom refer to the 24 polygons containing study plots.

## 2.2 Methods

### 2.2.1 Study site description and field survey design

Anticosti Island (7943 km<sup>2</sup>) is located in the Gulf of St Lawrence (49.1-50.0°N, 61.7-64.5°W), in eastern Canada, in the eastern balsam fir–paper birch bioclimatic zone (Grondin *et al.*, 1996). The island supported no large herbivores prior to the introduction of ~ 220 white-tailed deer in the late 19<sup>th</sup> century. In the absence of predators, the deer population increased rapidly and has remained at high densities since about 1930. The latest survey estimates the overall density at 20 individuals km<sup>-2</sup> (Rochette & Gingras, 2007), although densities > 50 deer km<sup>-2</sup> have been reported in some areas (Tremblay *et al.*, 2007).

Prior to our field work, we had no written documentation concerning natural paper birch regeneration anywhere on Anticosti Island, except for some visual observations along some roads in our study site. We located, therefore, all mature balsam fir stands (> 9 m) within the Chicotte formation where total mortality occurred after the hemlock looper outbreak in 1971. For this we used 1:20,000 maps from the first provincial forest inventory of the island (MRNF, 1973). Using GIS, we formed polygons depicting balsam fir stands and generated random sampling locations in each polygon according to the following criteria: (1) polygons large enough to contain a 100 m<sup>2</sup> circular plot at each sampling location; (2) a minimum distance of 30 m between sampling plots and roads, and between sampling plots and polygon boundaries; (3) a minimum distance of 100 m between sampling plots within a polygon. We thus obtained 388 potential sampling plots distributed in 122 polygons. From these, we selected all sampling plots that were located ≤ 350 m of a road or trail. The resulting 49 sampling plots were located in 24 polygons that varied in size from 7 to 131 ha, with balsam fir abundance varying from 0 to 80% according to aerial photo-interpretations from 1997 (MRNF, 1998).

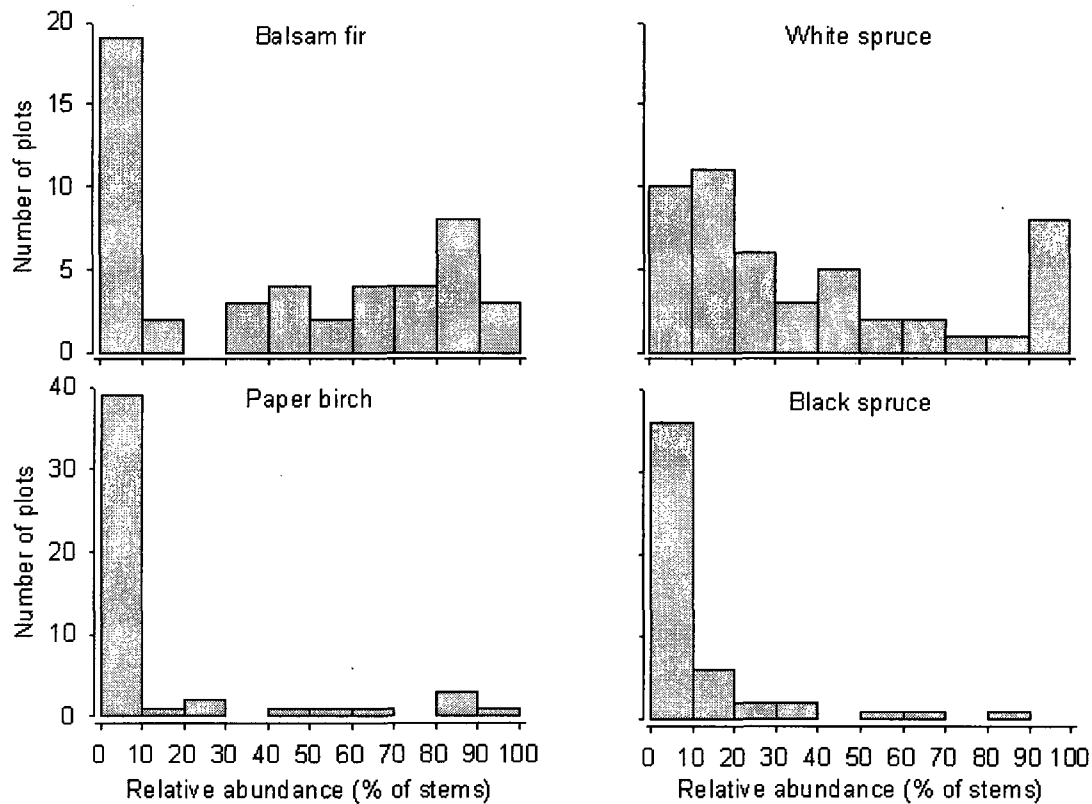
### 2.2.2 Field sampling and soil analyses

We counted all tree stems  $\geq 2$  m in each sampling plot, in accordance with Chouinard and Fillion (2005) who argued that this was the minimum free-to-grow height on Anticosti Island (height upon which the deer can't browse the apex of the trees). The surveyed tree species included balsam fir, paper birch, white spruce and black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP). Forest floor thickness and mineral soil depth (or rooting depth) were measured at four cardinal points set at 2.5 m from the center of each plot. We collected B horizon mineral soil from each sampling location along the entire profile, avoiding only the surficial eluvial horizon. These were bulked into one composite sample per sampling plot and transported to the laboratory for analyses. The pH of air-dried and sieved (2 mm) mineral soil was measured in 1:1 (w:w) mixtures with deionised water. Air-dried samples were extracted in Mehlich III solution to which 2% lanthanum oxide had been added (Tran & Simard, 1993), and the extracts were analyzed for base cations ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^{+}$ ) using an AAnalyst 100 atomic absorption spectrometer (Perkin Elmer Corp., Norwalk, CT). Mineral soil samples were ashed in a muffle furnace (400°C for 24 h) to remove the organic matter, aggregates were manually destroyed with a mortar and pestle and chemically dispersed with sodium hexametaphosphate, and clay content was subsequently determined by the Bouyoucos hydrometer method (Bouyoucos, 1936).

### 2.2.3 Statistical analyses

We first performed linear regressions of response variables against the abundance of each tree species. With only one regression significant (paper birch vs. soil depth;  $P < 0.001$ ), we then constructed multivariate regression trees (MRT), using the *mvpart* library in R statistical software (R Development Core Team, 2009). This technique allowed us to split the data in a binary way to form progressively more homogenous groups based on the explanatory

variables explaining the greatest variance (Crawley, 2002; De'Ath, 2002). We created a first MRT in which we used tree counts per species as response variables, and soil properties as explanatory variables, performing 500 cross-validations to insure the validity of the final tree. We subsequently created a second MRT in which we included only the plots in which balsam fir or paper birch occurred ( $n = 40$ ).



**Figure 6.** Frequency distribution of study plots ( $N = 49$ ) according to the relative abundance of balsam fir, paper birch, white spruce and black spruce. In summer 2007, all stems taller than 2 m were counted for each arboreal species in circular 100 m<sup>2</sup> plots. There were no other arboreal species but these four in the plots.



## 2.3 Results

Forest floor thickness varied between 2.6 and 25.8 cm, mineral soil depth between 0.9 and 12.6 cm, clay content between 0.6 and 18.4%, mineral soil pH between 4.6 and 8.3, extractable  $K^+$  between 18 and 149 ppm, extractable  $Mg^{2+}$  between 18 and 180 ppm, and extractable  $Ca^{2+}$  between 935 and 18,648 ppm.

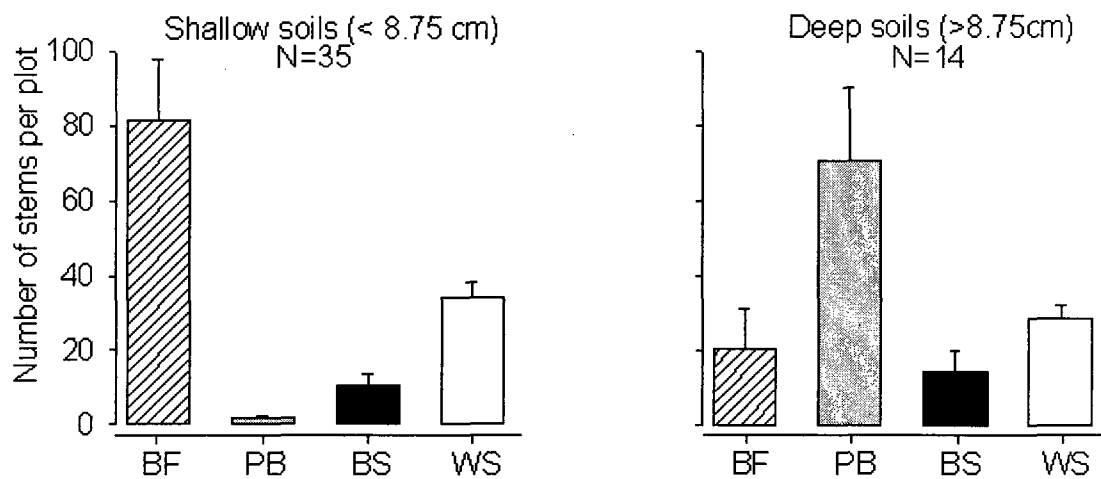
Balsam fir was present in 30 of 49 plots, with a relative abundance varying between 11 and 97% (mean = 65%, SD = 23%) in plots where it was present (Figure 6). Paper birch was present in 25 plots, with a relative abundance varying between 1 and 91% (mean = 24%, SD = 33%) in plots where it was present. There was co-occurrence of balsam fir and paper birch in 15 plots, with a relative abundance of balsam fir varying between 47 and 92%, and that of paper birch between 1 and 16%. White spruce was present in all plots, with a relative abundance varying between 2 and 100% (mean = 38%, SD = 33%). Black spruce was present in 31 plots, with a relative abundance varying between 1 and 80% (mean = 16%, SD = 20%) in plots where it was present.

The first MRT, which included all 49 plots, produced a single split that explained 16% of the variance (CV error = 1.14, SE = 0.27). The decision rule at this node partitioned the composition into two homogenous groups on the basis of soil depth, with a threshold value of 8.75 cm (Figure 7). Balsam fir regeneration was more abundant on shallower soils, whereas paper birch was more abundant on deeper soils. The second MRT, which only included plots containing balsam fir or paper birch ( $n = 40$ ), produced the same split as above on the basis of soil depth, but explaining 22.3% of the variance (CV error = 1.05, SE = 0.276). Among the 28 plots located on shallow soils, this MRT generated a second split on the basis of clay content, which explained 13.9% of the variance (CV error = 1.07, SE =

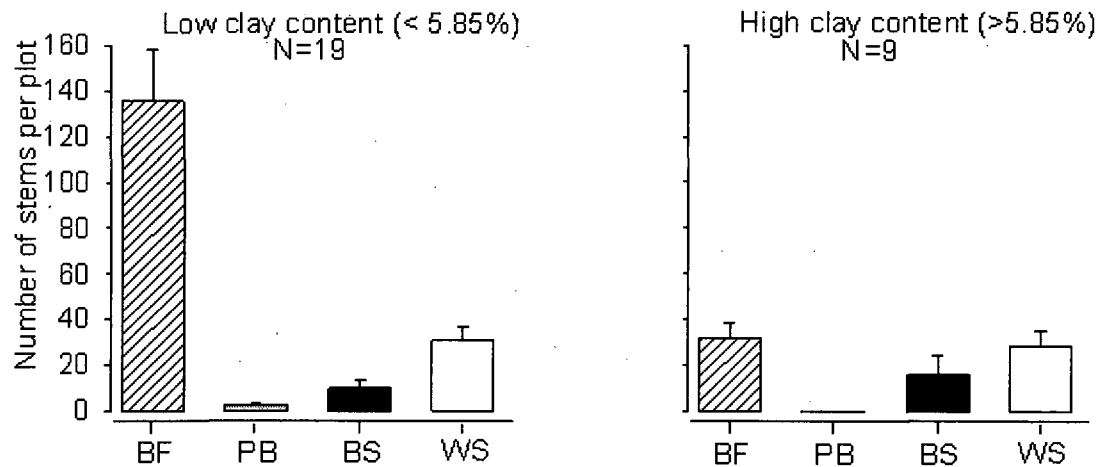
0.260). Balsam fir regeneration was thus more abundant on shallower soils with clay contents that were below 5.9% (Figure 8).

## 2.4 Discussion

Mineral soil depth reflects site nutrient capital whereas clay content is related to the soil's cation exchange capacity. As balsam fir occurs mainly on shallow soils with low clay content, we suspect that successful balsam fir regeneration partly depended on low soil nutrient availability. In accordance with the carbon-nutrient balance model (Bryant *et al.*, 1983), soil nutrient limitations increase the proportion of photosynthates used to



**Figure 7.** Mean abundances of balsam fir, paper birch, white spruce and black spruce (> 2 m) in the two groups of plots that were segregated by multivariate regression tree (MRT) according to soil depth. The MRT explained 16.1% of the total variance. Bars represent means  $\pm$  1SE.



**Figure 8.** Mean abundances of balsam fir, paper birch, white spruce and black spruce (> 2 m) in the two groups of plots located on shallow soils that were segregated within by multivariate regression tree (MRT), according to clay content, when only plots with balsam fir or paper birch ( $n = 40$ ) were included. The first and second splits of this MRT respectively explained 22.3% and 13.9% of the total variance. Bars represent means  $\pm$  1SE.

produce carbon-based secondary metabolites. The production of condensed foliar tannins, for example, is known to increase at low soil fertility (Bradley *et al.*, 1999), with a capacity to decrease palatability and digestibility of foliage (Butler, 1989; Sauvé & Côté, 2006). This could not be verified in our study, as secondary metabolites are not only synthesized in response to soil fertility, but also in response to herbivory during stand development (Karban *et al.*, 1997). We suspect, nevertheless, that shallow soils with low clay content produced higher foliar concentrations of anti-herbivore compounds in balsam fir that would deter deer browsing and allow saplings to be free-to-grow before ever reaching the maximum browsing height (Donaldson *et al.*, 2006). This is supported by data from Chouinard & Fillion (2005)

who recorded, on the Chicotte formation, an average browsing height of 90 cm, which is lower than elsewhere on the island. As an alternative or complementary explanation, balsam fir could be a poorer competitor on fertile soils but a more tolerant species on poor soils.

We did not expect to find paper birch in the plots, as this deciduous species is preferred by deer over balsam fir, and it is rarely found on Anticosti Island outside of deer exclosures (Tremblay *et al.*, 2005). The observation that paper birch occurred mainly on deeper soils seems contradictory to the mechanism previously proposed to explain balsam fir regeneration. This may be because paper birch cannot produce the same quantity or quality of plant chemical defenses as balsam fir. For example, Howard & Howard (1993) found nearly three times more tannin-protein precipitates formed from extracts of fir than from those of birch leaves, when these were made to react with a generic protein. If paper birch is ostensibly incapable of defending itself chemically against large herbivores, then its survival would depend on its ability to rapidly grow beyond the maximum browsing height. This explanation would in turn be consistent with observations that paper birch was favored on deeper (i.e. more fertile) soils. It does not explain, however, why paper birch seedlings were not consumed before reaching the maximum browsing height. It is possible that dead trees originating from the hemlock looper outbreak could have acted as a physical barrier temporarily protecting these seedlings from deer herbivory. For example, Casabon & Pothier (2007) found that large woody debris increased recruitment of tree seedlings by 650% in 8 y-old clearcuts on Anticosti Island. We can also presume that the freshly fallen fir trees presented some green needles and arboreal lichen that would preferentially have been used over the less accessible paper birch seedlings. Furthermore, Persson *et al.*, (2007) showed that simulated browsing of paper birch could stimulate aboveground productivity on fertile soils. Thus, large clumps of fallen trees following the hemlock looper epidemic could have favored recruitment, protection and avoidance of paper birch seedlings, whereas deeper (i.e.

more fertile) soils could have increased the browsing tolerance of successfully established saplings.

Taken collectively, our data suggest two concurrent mechanisms related to an interaction between deer browsing and site fertility leading to the regeneration of balsam fir and paper birch. Future research should be directed at understanding why this phenomenon was mainly observed on 30% of the disturbed area corresponding to the Chicotte formation, and not on surrounding geologic deposits.

## **2.5 Acknowledgements**

The study was funded by the NSERC-Produits forestiers Anticosti Industrial Research Chair. We are grateful to Y. Birkly, W. Parsons, C. Girard, G. Laprise and P. Beaupré for technical and/or professional assistance.

## **2.6 Literature cited**

Barrette, M., Bélanger, L. & L. DeGrandpré. In prep. Gradual cover degradation and ecological shift of overmature primeval balsam fir forest under novel chronic deer browsing, Anticosti Island, Quebec.

Boyoucos, G. J., 1936. Direction for making mechanical analysis of soil by the hydrometer method, *Soil Science* 42: 225-229.

Bradley, R. L., Fyles, J. W. & B. Titus, 1997. Interactions between *Kalmia* humus quality and chronic low C inputs in controlling microbial and soil nutrient dynamics. *Soil Biology & Biochemistry*, 29: 1275-1283.

Bryant, J. P., Chapin, F. S. & D. R. Klein, 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40: 357-368.

Butler, L. G., 1989. Effects of condensed tannins on animal nutrition. Pages 391-402 in Hemingway, R. W. & J. J. Karchesy (eds.). *Chemistry and Significance of Condensed Tannins*. Plenum Press, New York, NY.

Casabon, C. & D. Pothier, 2007. Browsing of tree regeneration by white-tailed deer in large cuts on Anticosti Island, Quebec. *Forest Ecology and Management*, 253: 112-119.

Chouinard, A. & L. Filion, 2005. Impact of introduced white-tailed deer and native insect defoliators on the density and growth of conifer saplings on Anticosti Island, Quebec. *Écoscience*, 12: 506-518.

Crawley, M. J., Albon, S. D., Bazely, D. R., Milner, J. M., Pilkington, J. G. & A. L. Tuke, 2004. Vegetation and sheep population dynamics. Pages 89-112 in Clutton-Brock, T. H. and J.M. Pemberton (eds.). *Soay Sheep: Dynamics and Selection in an Island Population*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J.-P., Dussault, C. & D. M. Waller, 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 35: 113-147.

De'Ath, G., 2002. Multivariate regression trees: A new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology*, 83: 1105-1117.

Desrochers, A., 2006. Rocky shoreline deposits in the lower Silurian (upper Llandovery, Telychian) Chicotte Formation, Anticosti Island, Quebec. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 43: 1205-1214.

Donaldson, J. R., Kruger, E. L. & R. L. Lindroth, 2006. Competition- and resource-mediated tradeoffs between growth and defensive chemistry in trembling aspen (*Populus tremuloides*). *New Phytologist*, 169: 561-570.

Gleason, H. A. & A. Cronquist, 1991. *Manual of Vascular Plants of Northeastern United States and Adjacent Canada*, 2<sup>nd</sup> Edition. The New York Botanical Garden, New York, NY.

Grondin, P., Anseau, C., Bélanger, L., Bergeron, J. F., Bergeron, Y., Bouchard, A., Brisson, J., De Grandpré, L., Gagnon, G., Lavoie, C., Lessard, G., Payette, S., Richard, P. J. H., Saucier, J. P., Sirois, L. & L. Vasseur, 1996. Pages 134-279 in *Ordre des ingénieurs*

forestiers du Québec (eds.). *Écologie Forestière - Manuel de Foresterie*. Presses de l'Université Laval, Québec, QC.

Howard, P. J. A. & D. M. Howard, 1993. Ammonification of complexes prepared from gelatin and aqueous extracts of leaves and freshly-fallen litter of trees on different soil types. *Soil Biology & Biochemistry*, 25: 1249-1256.

Karban, R., Agrawal, A. A. & M. Mangel, 1997. The benefits of induced defenses against herbivores. *Ecology*, 78: 1351-1355.

Lefort, S., Tremblay, J.-P., Fournier, F., Potvin, F. & J. Huot, 2007. Importance of balsam fir as winter forage for white-tailed deer at the northern limit of their distribution range. *Écoscience*, 14: 109-116.

MRNF, 1973. Carte forestière 1:20 000. Ministère des ressources naturelles et de la faune, Division des inventaires forestiers. Québec, QC.

MRNF. 1998. Inventaire forestier du 2e décennal. Ministère des ressources naturelles et de la faune, Division des inventaires forestiers. Québec, QC.

Persson, I. L., Bergstrom, R. & K. Danell, 2007. Browse biomass production and regrowth capacity after biomass loss in deciduous and coniferous trees: responses to moose browsing along a productivity gradient. *Oikos*, 116: 1639-1650.

Petryk, A. A., 1981. Stratigraphy, sedimentology and paleogeography of the Upper Ordovician-Lower Silurian of Anticosti Island, Québec. Pages 11-39 in Lespérance, P. J. (ed.). Subcommission on Silurian Stratigraphy. Ordovician-Silurian Boundary Working Group. Field meeting, Anticosti-Gaspé, 1981. Vol. 2: Stratigraphy and Paleontology. Département de géologie, Université de Montréal, QC.

Potvin, F., Beupré, P. & G. Laprise, 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Quebec : A 150-year process. *Écoscience*, 10: 487-495.

R Development Core Team. 2009. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>

Rochette, B. & A. Gingras, 2007. Inventaire aérien du cerf de Virginie de l'île d'Anticosti – Été 2006. Direction de l'aménagement de la faune de la Côte-Nord. Ministère des ressources naturelles et de la faune. Québec, QC.

Saether, B. E., 1997. Environmental stochasticity and population dynamics of large herbivores: A search for mechanisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 12: 143-149.

Sauvé, D. G. & S. D. Côté, 2006. Winter forage selection in white-tailed deer at high density: balsam fir is the best of a bad choice. *Journal of Wildlife Management* 71: 911-914.

Singer, F. J. & K. A. Schoenecker, 2003. Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecology and Management*, 181: 189-204.

Terborgh, J., Feeley, K., Silman, M. Nunez, P. & B. Balukjian, 2006. Vegetation dynamics of predator-free land-bridge islands. *Journal of Ecology*, 94: 253-263.

Tran, T. S. & R. R. Simard, 1993. Mehlich III-extractable elements. Pages 43-49 in M. R. Carter (ed.). *Soil Sampling and Methods of Analysis*. Canadian Society of Soil Science, Lewis Publishers, CRC Press. Boca Ration, FL.

Tremblay, J.-P., Huot, J. & F. Potvin, 2006. Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia*, 150: 78-88.

Tremblay, J.-P., J. Huot, J. & F. Potvin, 2007. Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *Journal of Applied Ecology*, 44: 552-562.

Tremblay, J.-P., Thibault, I., Dussault, C., Huot, J. & S. D. Côté, 2005. Long-term decline in white-tailed deer browse supply: can lichens and litterfall act as alternative food sources that preclude density-dependant feedbacks. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 1087-1096.



### **CHAPITRE 3**

## **EFFETS IDIOSYNCRATIQUES DE LA DENSITÉ DE CERF DE VIRGINIE SUR LES CYCLES BIOGÉOCHIMIQUES DE L'HUMUS FORESTIER EN FORÊT BORÉALE SIX ANS APRÈS UNE COUPE TOTALE.**

### **Avant-propos**

Au début de mes études graduées, nous avons comme objectif de décrire les relations entre les processus de l'humus forestier (minéralisation de l'azote, paramètres microbiens, etc.), les communautés végétales et la densité de cerf, en utilisant le dispositif décrit dans le premier article de ce mémoire. Nous anticipions en effet une cascade trophique engendrée par les densités croissantes de cerf sur les communautés végétales et sur les propriétés de l'humus. Pour parvenir à nos fins, un inventaire exhaustif de la végétation et une vaste campagne d'échantillonnage de l'humus forestier ont été réalisés dans 480 parcelles à l'été 2007. Je présente ma contribution à cet article dans les pages qui suivent. Ce chapitre ne sera pas soumis pour publication. Il est délibérément plus succinct que les deux précédents, sans pour autant compromettre la compréhension du travail qui a été accompli.

Pour mener à bien ce volet, j'ai utilisé le dispositif que mon co-directeur Jean-Pierre Tremblay a mis en place au début des années 2000, au début de son projet de doctorat. La force de ce dispositif est qu'il renferme des densités de cerf intermédiaires situées entre l'exclusion totale et la densité naturelle, ainsi que deux traitements sylvicoles. J'ai récolté de l'humus dans les 480 placettes du dispositif et ai procédé à diverses analyses en laboratoire, avec l'aide de stagiaires et de deux professionnels. Je présente ici les résultats obtenus pour les 14 variables étudiées sur l'humus forestier (10 variables brutes et 4 ratios entre certaines de ces variables). Certaines des variables ont déjà été présentées dans le chapitre un,

néanmoins nous les représentons ici de manière identique aux données inédites, afin de mieux illustrer la variabilité dans le jeu de données.

De manière générale, nous supposons que les densités croissantes de cerf auront un impact négatif sur les processus de l'humus. Cette hypothèse est basée sur le fait que le broutement sélectif exercé par le cerf augmentera l'apport en litière récalcitrante. En raison de l'augmentation de la disponibilité des nutriments habituellement observée à la suite des perturbations majeures dans les forêts boréales, nous supposons également des effets plus forts de la densité de cerf sur les variables édaphiques dans le traitement de coupe totale par rapport aux forêts matures. Les résultats obtenus ne sont pas ceux escomptés, en ce sens que plusieurs des variables étudiées semblent répondre de manière idiosyncratique aux traitements de densité de cerf et de coupe forestière. De tels résultats sont rapportés dans la littérature.

La pertinence de ces résultats demeure malgré l'absence de relations monotoniques entre les densités de cerf de Virginie et les processus de l'humus. Cela témoigne de la complexité des interactions entre les herbivores, les communautés végétales et les sols. En effet, des tendances contradictoires entre les trois réplicats du dispositif nous montrent qu'il est risqué d'extrapoler des résultats obtenus localement à une échelle beaucoup plus grande, même dans un écosystème en apparence homogène en termes de composition et de structure spatiale des communautés végétales, comme c'est le cas sur l'île d'Anticosti.

**Résumé :** En forêt boréale, les fortes populations d'ongulés entraînent généralement un ralentissement des cycles biogéochimiques, via le broutement sélectif qui augmente notamment la proportion de litière récalcitrante provenant des espèces non consommées. La stimulation des cycles biogéochimiques via l'apport en fèces et en urine ou d'autres interactions complexes entre les herbivores et les composantes de l'écosystème peuvent par ailleurs conduire à des effets idiosyncratiques des densités d'herbivores sur les processus du sol. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle une forte pression d'herbivorie par le cerf de Virginie ralentira les cycles biogéochimiques du sol dans les sapinières de l'île d'Anticosti. Nous avons aussi testé l'hypothèse selon laquelle la réponse des variables pédologiques étudiées aux densités croissantes de cerf de Virginie sera plus forte en coupe par rapport à la sapinière mature. Nous avons mesuré la biomasse et la respiration microbiennes, le carbone et l'azote totaux, la minéralisation de l'azote (nitrate et ammonium) ainsi que les concentrations de phosphate, de calcium, de magnésium et de potassium extractibles. Nos résultats montrent que l'effet du cerf sur les cycles biogéochimiques dans les sapinières de l'île d'Anticosti est imprévisible. Certaines variables montrent parfois des relations linéaires positives ou négatives avec les densités de cerf à l'intérieur des réplicats, par contre il existe souvent des tendances contradictoires entre les réplicats. En résumé, toutes les variables sauf une (le nitrate) n'ont soit aucune tendance cohérente entre les traitements, ou montrent des tendances opposées entre les réplicats, autant en coupe qu'en forêt. Nos résultats sont en accord avec d'autres travaux menés sur l'impact sur les sols de populations abondantes d'ongulés introduits dans des écosystèmes initialement dépourvus de ce groupe taxonomique. De tels résultats témoignent de la complexité des interactions entre les fortes populations d'ongulés et les autres composantes des écosystèmes.

**Mots-clés :** forêt boréale, humus, densité de cerf de Virginie, herbivorie, idiosyncratie, coupe forestière.

### 3.1. Introduction

Le broutement sélectif par les ongulés en milieu forestier entraîne souvent un ralentissement des cycles biogéochimiques dans ces écosystèmes (Bardgett et Wardle, 2003 ; Pastor et Naiman, 1992 ; Pastor *et al.*, 1993 ; Pastor et Cohen, 1997). L'apport en urine et fèces, qui contiennent de fortes concentrations de nutriments accessibles pour les plantes, ne compense habituellement pas les effets négatifs du broutement sélectif (Pastor *et al.*, 1988 ; Pastor *et al.*, 1993). La majorité des études sur les relations entre les ongulés et la fertilité des sols en milieux pauvres (comme les forêts boréales) rapportent des effets négatifs du broutement sur le cyclage des nutriments (Pastor *et al.*, 1993; Ritchie *et al.*, 1998), ou des effets idiosyncratiques (Wardle *et al.*, 2001 ; Harrison et Bardgett, 2004).

Sur l'île d'Anticosti, la surabondance de cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* Zimmerman) persiste depuis les années 1930. Dans ce contexte insulaire et sans prédation, le cerf, de par son broutement sélectif, cause une conversion des sapinières à bouleau blanc en pessières blanches pures après perturbation (Potvin *et al.*, 2003). Les densités actuelles avoisinent les 20 cerfs km<sup>-2</sup>, alors que Tremblay *et al.* (2006) ont conclu que la régénération des sapinières n'était à toute fin pratique pas possible sous des densités de cerf supérieures à 15 individus km<sup>-2</sup>. L'épinette blanche, peu consommée par le cerf (Lefort *et al.*, 2007), possède une litière de faible qualité chimique (Flanagan et Van Cleve, 1983 ; Moore, 1984) et garde ses aiguilles plus de trois ans, ce qui résulte en un faible apport en litière (Fowells, 1965). Aussi, l'épinette blanche a un faible taux d'assimilation de l'azote (Coley *et al.*, 1985), ce qui augmente le risque de perte par lessivage.

Notre objectif est d'évaluer si le cadre théorique énoncé plus haut s'applique aux sapinières à bouleau blanc de l'Est de l'Île d'Anticosti. La principale hypothèse testée est que le broutement sélectif par le cerf engendre des effets négatifs sur les propriétés du sol

(réduction de la minéralisation du carbone et de l'azote, baisse de la disponibilité des nutriments pour la croissance des plantes, diminution des processus microbiens, etc).

## **3.2 Matériel et méthodes**

### **3.2.1 Dispositif expérimental**

Le dispositif expérimental que nous avons utilisé consiste en trois réplicats des traitements suivants : quatre densités de cerf de Virginie (0 cerf, 7,5 cerfs km<sup>-2</sup>, 15 cerfs km<sup>-2</sup> et densité naturelle) sous deux traitements sylvicoles (coupe à blanc et sapinière mature), pour un total de 24 parcelles, chacune comprenant 20 quadrats (n=480 quadrats). Tous les quadrats ont fait l'objet d'un inventaire exhaustif de la végétation au sol (herbacées, arbustes et régénération d'espèces arborescentes) en 2007. L'humus forestier a également été récolté en périphérie des parcelles, de manière à ne pas détruire la végétation des quadrats.

### **3.2.2 Analyses de sol**

Nous avons mesuré la biomasse microbienne et la respiration microbienne basale par la technique de respirométrie (Bradley et Fyles, 1995). La méthode détaillée est expliquée dans le premier chapitre de ce mémoire. Le carbone et l'azote totaux ont été mesurés avec l'autoanalyseur Elementar (Elementar Analysensysteme GmbH). Pour ce faire, 100 mg de matériel séché et broyé étaient enveloppés dans des feuilles d'étain, puis analysés. Le nitrate et l'ammonium extractibles ont été mesurés par colorométrie à l'aide d'un autoanalyseur Technicon (Pulse Instrumentation, Saskatoon, Saskatchewan, Canada), à partir d'extraits KCl. La méthode détaillée est également disponible dans le premier chapitre de ce mémoire. Les concentrations des cations extractibles (Ca<sup>2+</sup>, Mg<sup>2+</sup> et K<sup>+</sup>) ont été déterminées par spectroscopie d'absorption atomique (AAAnalyst 100, Perkin Elmer Corporation, Norwalk,

CT, USA). Ces analyses ont été faites à partir d'extraits Mehlich III de dilutions 20:1 auxquels nous avons ajouté 2% v/v d'oxyde de lanthanum 10%). Le phosphate extractible a été mesuré à partir des mêmes extraits, immédiatement après l'exécution des extractions, d'après une méthode adaptée de Tran et Simard (1993). L'absorbance a été mesurée à une longueur d'onde de 882 nm. Les concentrations sont rapportées par gramme sec d'humus. À cet effet, le contenu en eau de chaque échantillon a été déterminé en séchant des sous-échantillons pendant 72 h, ou jusqu'à ce que la masse de ceux-ci ne varie plus.

De plus, quatre ratios ont été dérivés à partir des 10 variables initiales. Le quotient métabolique ( $QCO_2$ ) représente la respiration microbienne divisée par la biomasse microbienne. L'interprétation de cette variable est délicate, mais sommairement, plus le  $QCO_2$  est élevée, plus la communauté microbienne subit un stress. Le RNI représente la concentration de nitrate sur la concentration totale d'azote minéral (nitrate et ammonium). Nous avons aussi calculé le pourcentage de carbone microbien en utilisant les données de biomasse microbienne et le carbone total. Finalement, nous avons divisé la valeur de carbone total par celle de l'azote total pour obtenir le ratio carbone / azote. De manière générale, plus ce ratio est faible, plus l'humus est fertile.

### **3.2.3 Analyses statistiques**

Les données sont présentées sous forme de graphiques. Chaque variable, pour chaque traitement de densité de cerf et chaque traitement sylvicole, dans chaque réplicat, est représentée par la moyenne des 20 quadrats, plus ou moins un écart-type. Des tests de Duncan ont été faits pour comparer les moyennes entre elles pour chaque couvert forestier dans chacun des blocs. Les lettres qui sont indiquées sur les histogrammes ne devraient donc pas être comparées entre couverts forestiers dans un même bloc ou entre blocs pour un même couvert forestier.

Puisque ces résultats seront analysés de manière exhaustive dans un article à être rédigé, nous nous limiterons à des graphiques qui illustrent les tendances souvent imprévisibles des données en fonction des deux niveaux de traitement.

### **3.3 Résultats**

Un regard rapide à l'ensemble du jeu de données laisse croire que l'effet du cerf sur les propriétés du sol est différent en coupe par rapport à la forêt. De plus, il y a souvent une grande variabilité entre les réplicats pour une variable donnée dans un couvert forestier et une densité donnée. Cela nous mène à croire que le cerf de Virginie a un effet idiosyncratique sur les propriétés du sol de l'île d'Anticosti. L'ensemble des résultats sont présentés dans les figures 1 à 14.

### **3.4 Discussion**

Nos résultats sont semblables à ceux obtenus par Wardle *et al.* (2001) en Nouvelle-Zélande. Dans une étude menée dans 30 sites, ils ont constaté l'idiosyncratie des réponses des variables pédologiques après 13 ans ou plus d'exclusion des ongulés. Bardgett *et al.* (1998) proposent que la difficulté à anticiper l'effet des hautes densités d'herbivores sur les processus du sol pourrait provenir du fait que certains groupes taxonomiques de la pédofaune sont affectés par l'herbivorie alors que d'autres ne le sont pas. De plus, ils soulèvent que les herbivores peuvent entraîner des effets parfois bénéfiques (par exemple l'apport en azote par les déjections), parfois négatifs, comme le broutement sélectif sur les plantes plus digestibles qui diminue la qualité chimique de la litière en augmentant la contribution des espèces non consommées dont les tissus sont plus récalcitrants (Pastor *et al.*, 1993).

Dans ces études dont les conclusions sont similaires aux nôtres quant aux réponses imprévisibles des processus pédologiques aux densités d'herbivores, les auteurs ont noté que la végétation répond de manière plus prévisible à l'herbivorie. Il en est de même sur l'île d'Anticosti, où Tremblay *et al.* (2006) ont montré des relations non linéaires mais significatives entre la densité de cerf de Virginie et les plantes de sous-bois.



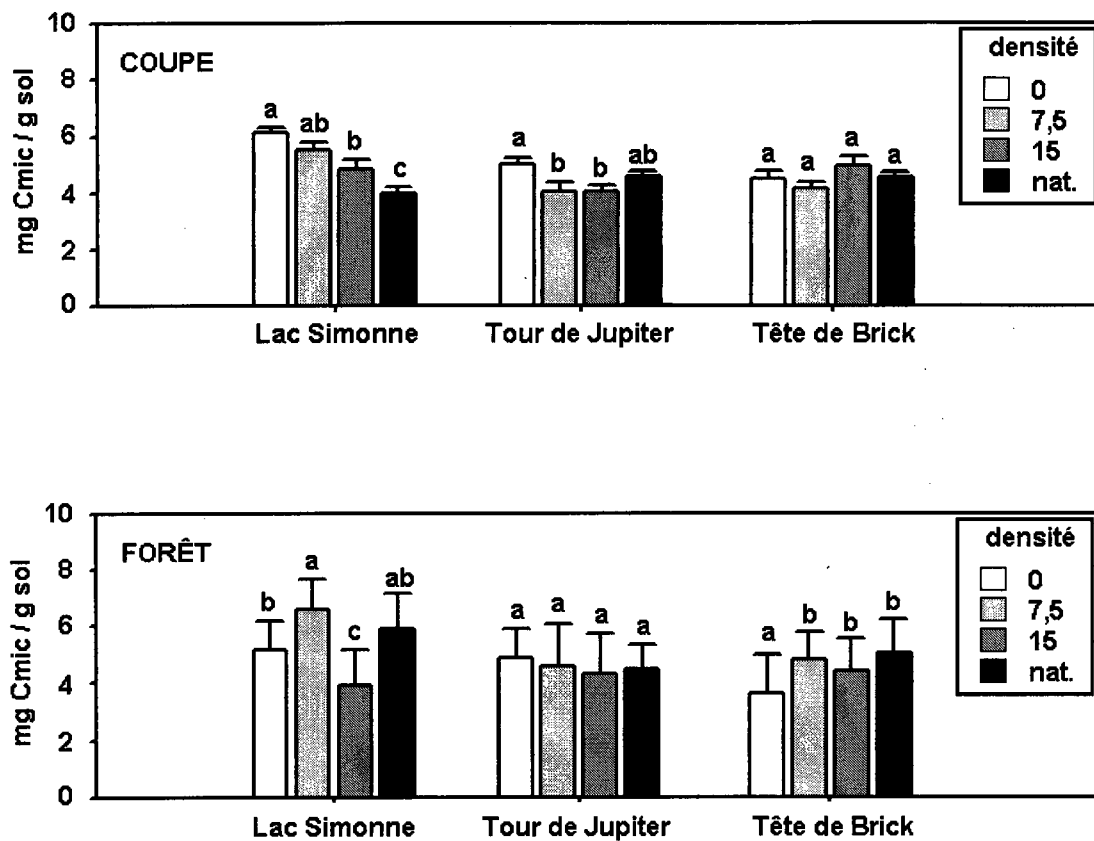
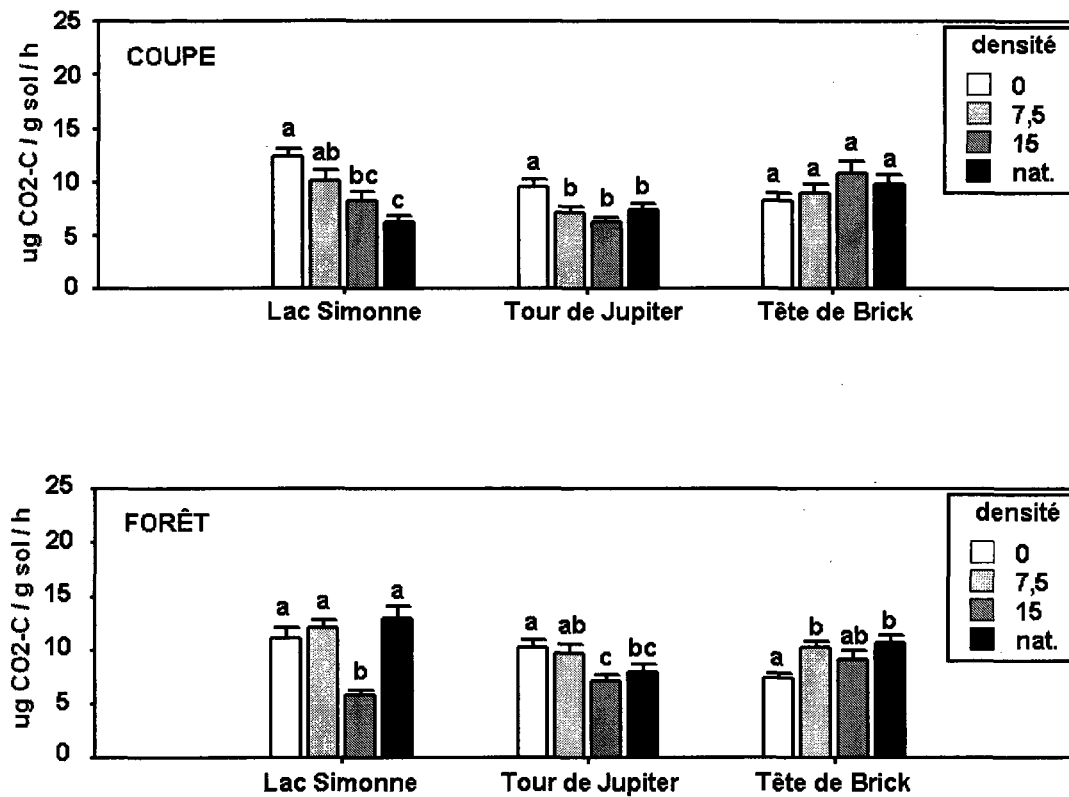


Figure 9. Valeurs moyennes de biomasse microbienne dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.



**Figure 10.** Valeurs moyennes de respiration basale microbienne dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

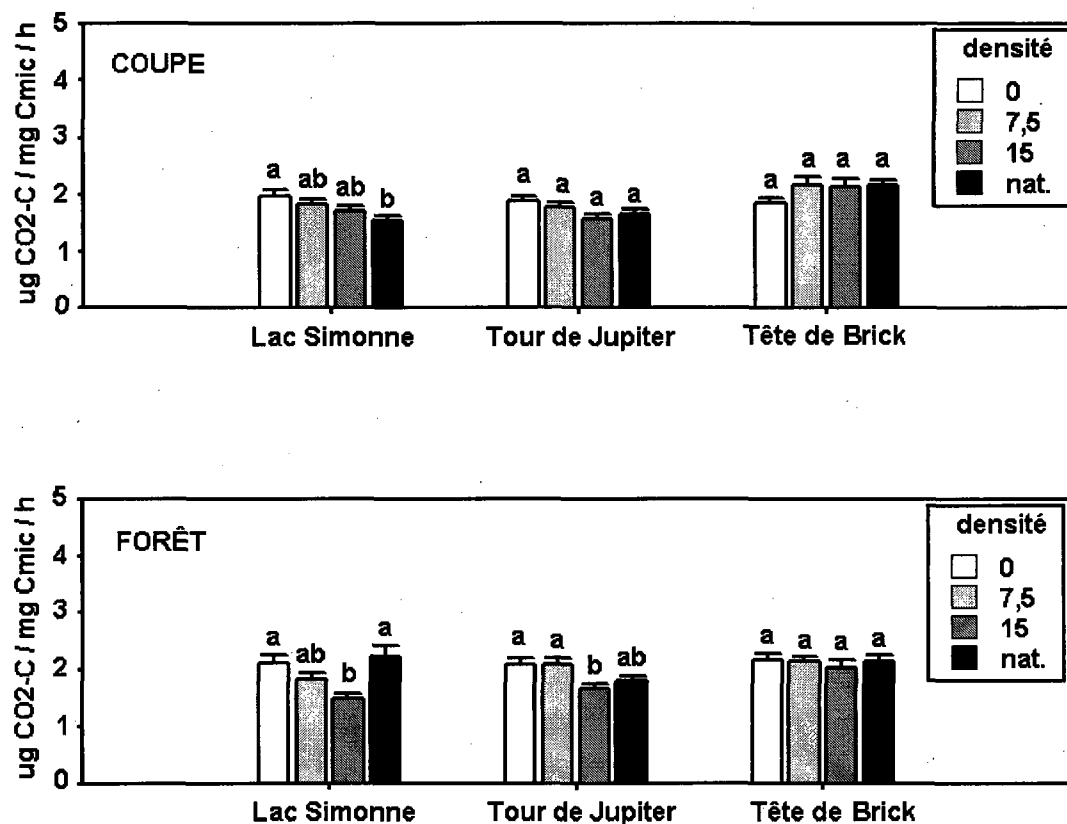


Figure 11. Valeurs moyennes de quotient métabolique dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

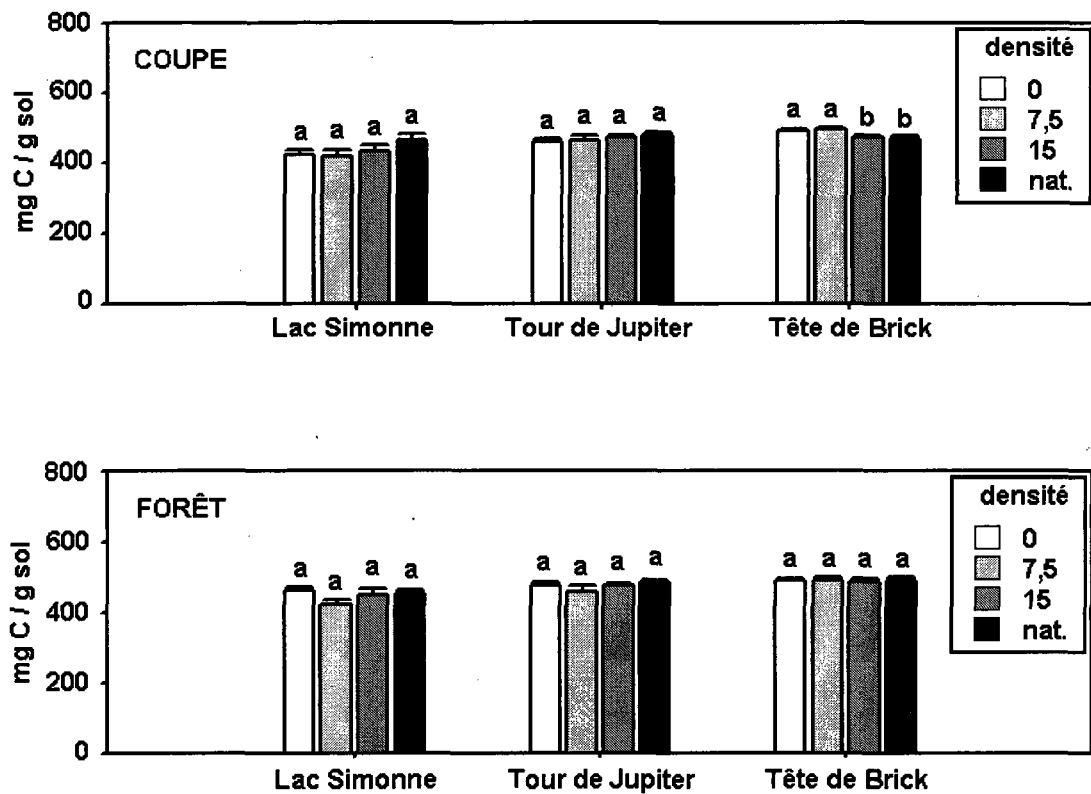


Figure 12. Valeurs moyennes de carbone total dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

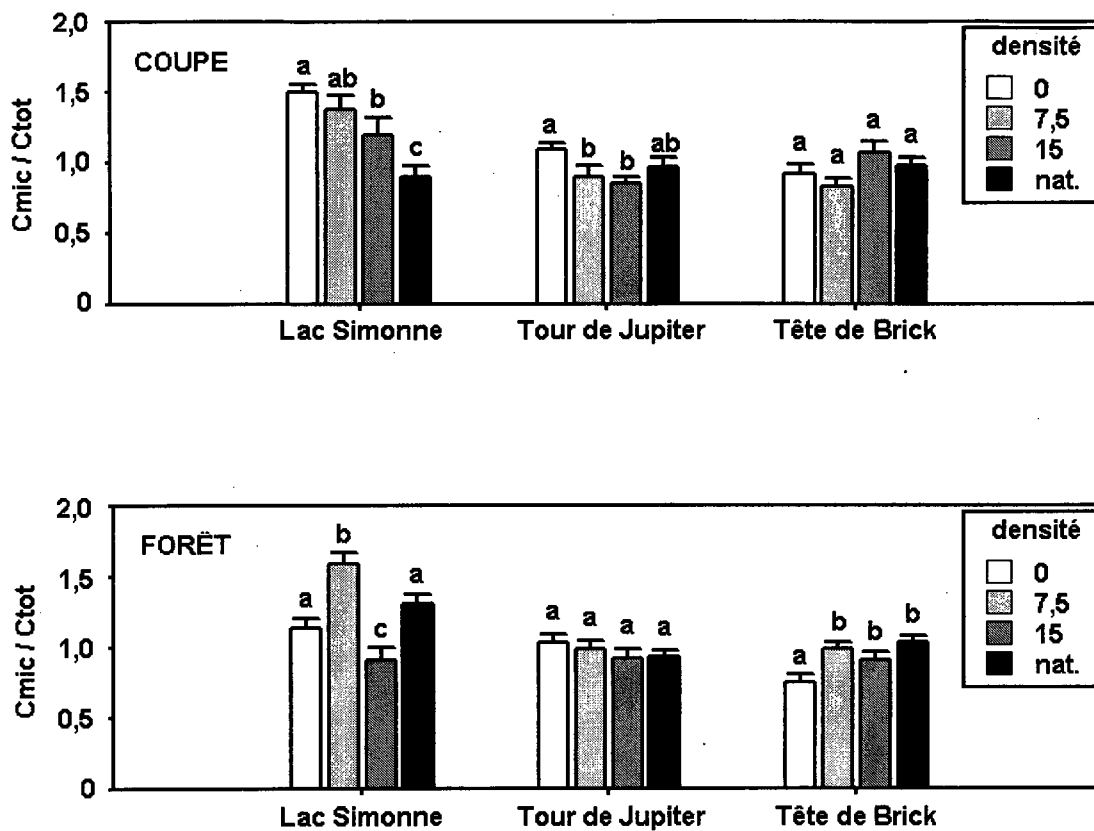


Figure 13. Valeurs moyennes de pourcentage de carbone microbien dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

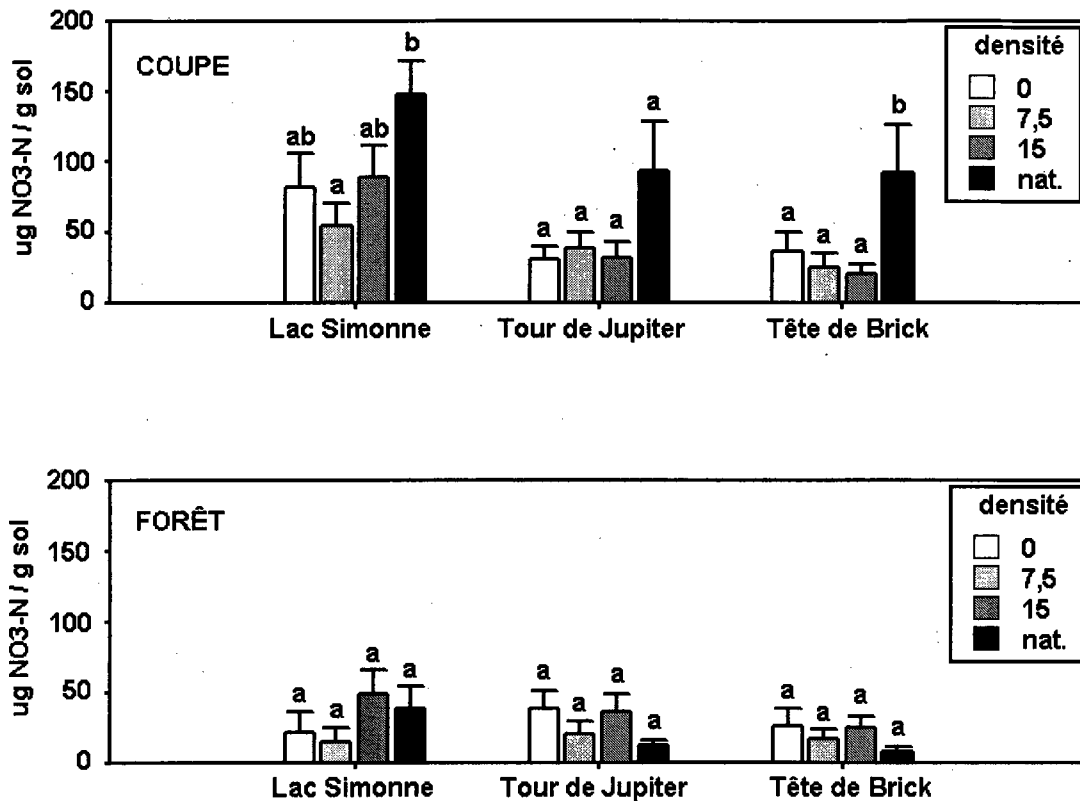


Figure 14. Valeurs moyennes de nitrate dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

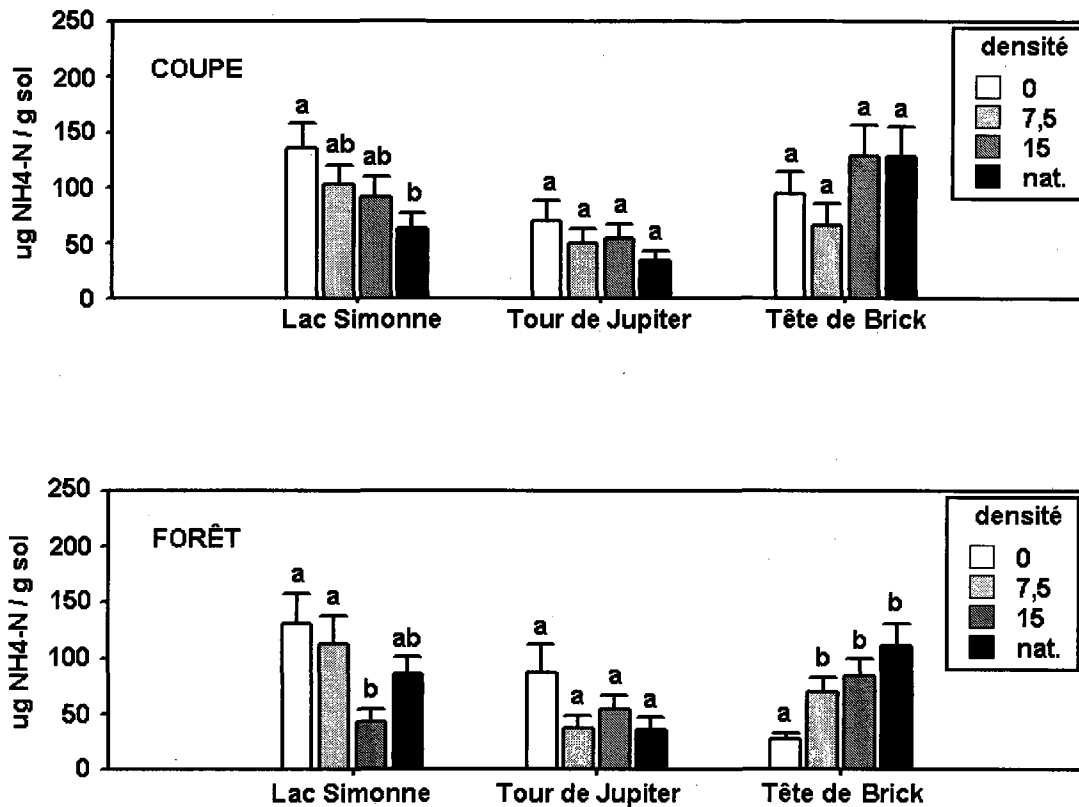


Figure 15. Valeurs moyennes d'ammonium dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

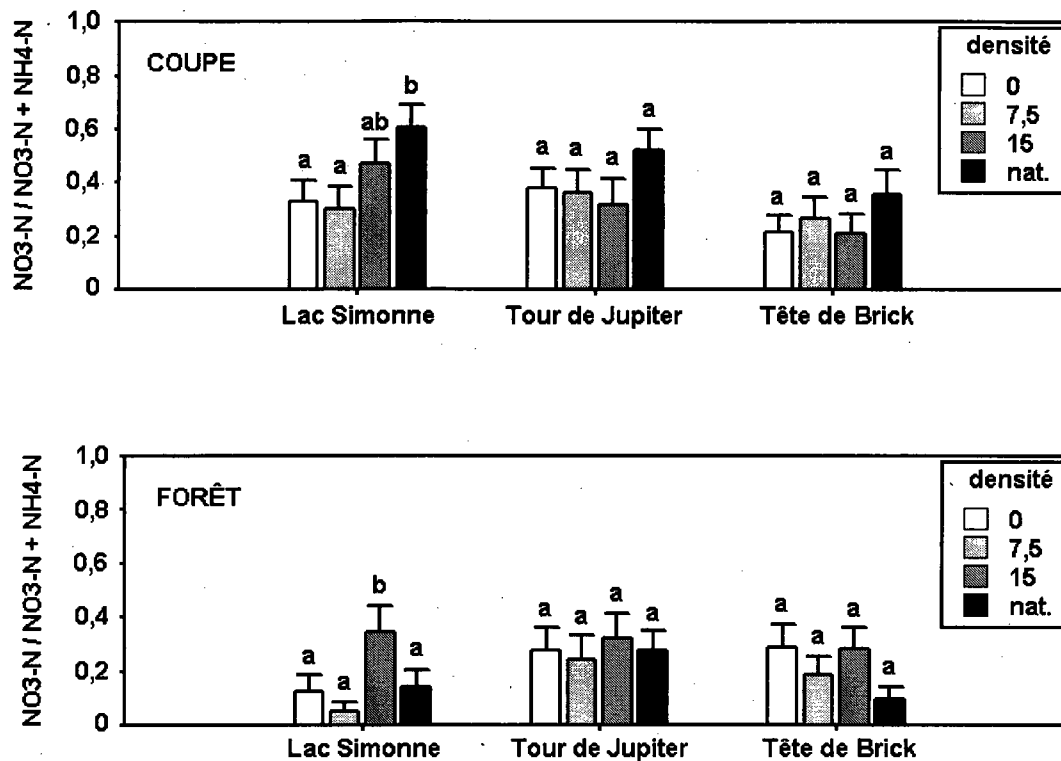


Figure 16. Valeurs moyennes de RNI dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.



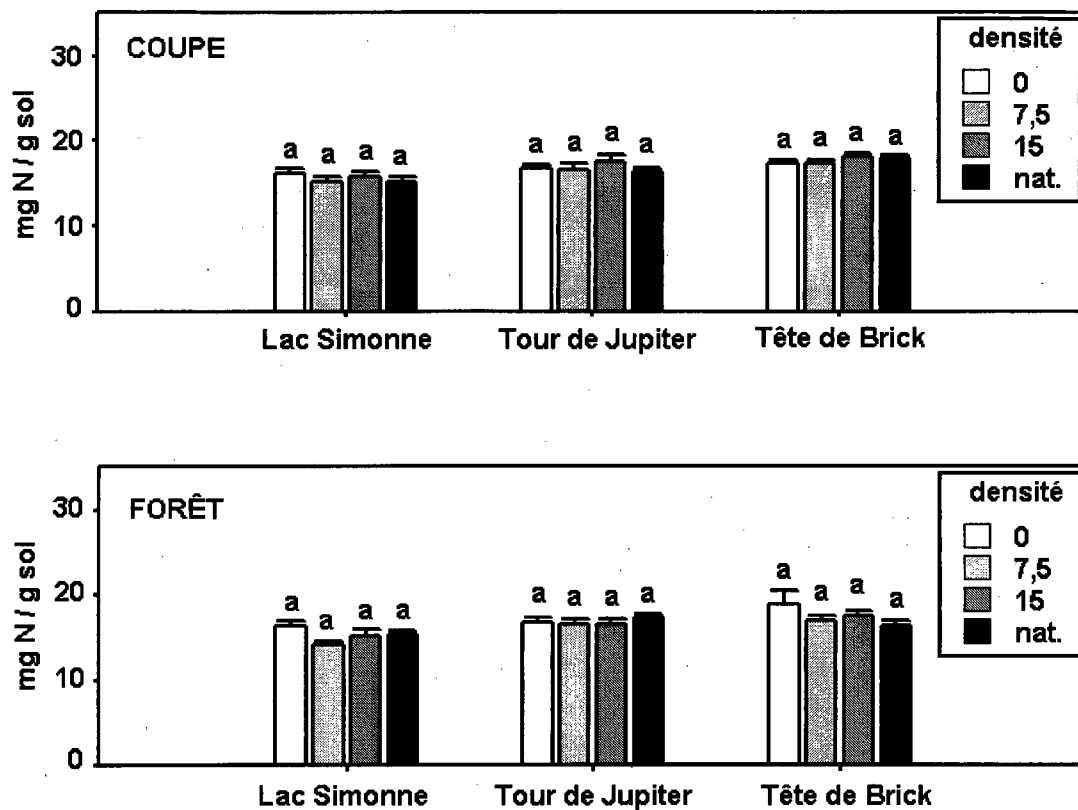


Figure 17. Valeurs moyennes d'azote total dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

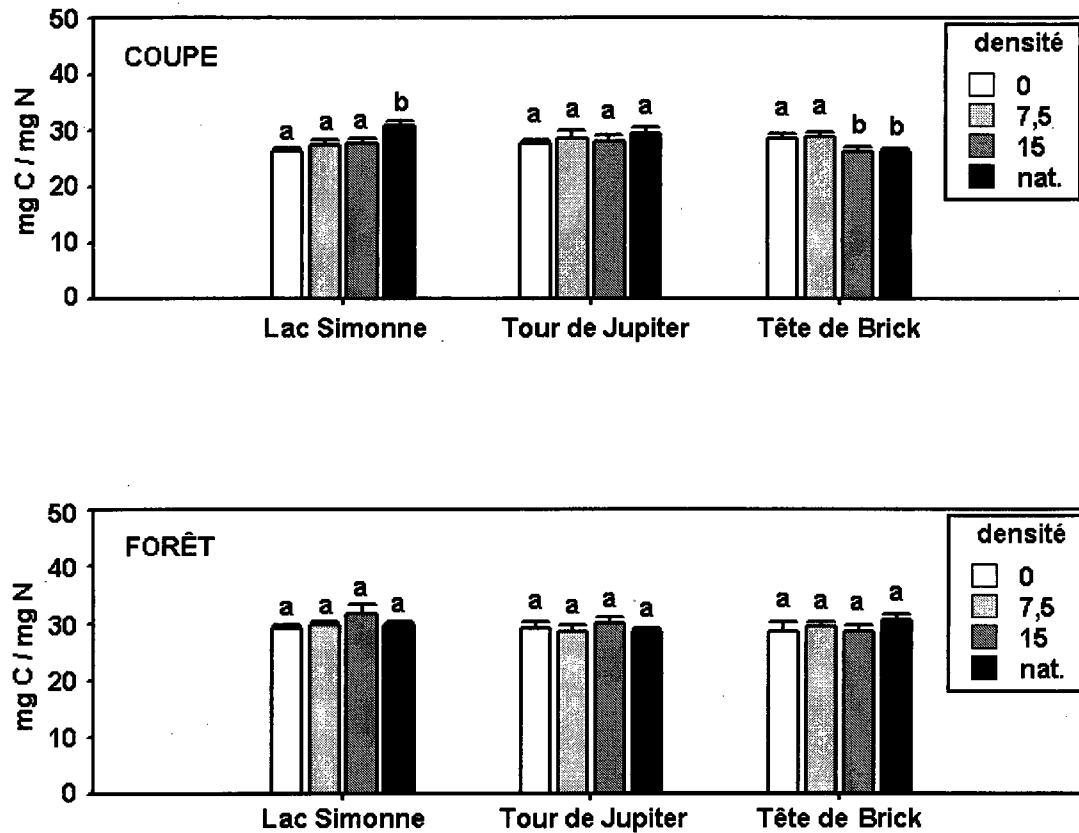


Figure 18. Valeurs moyennes de ratio carbone - azote dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

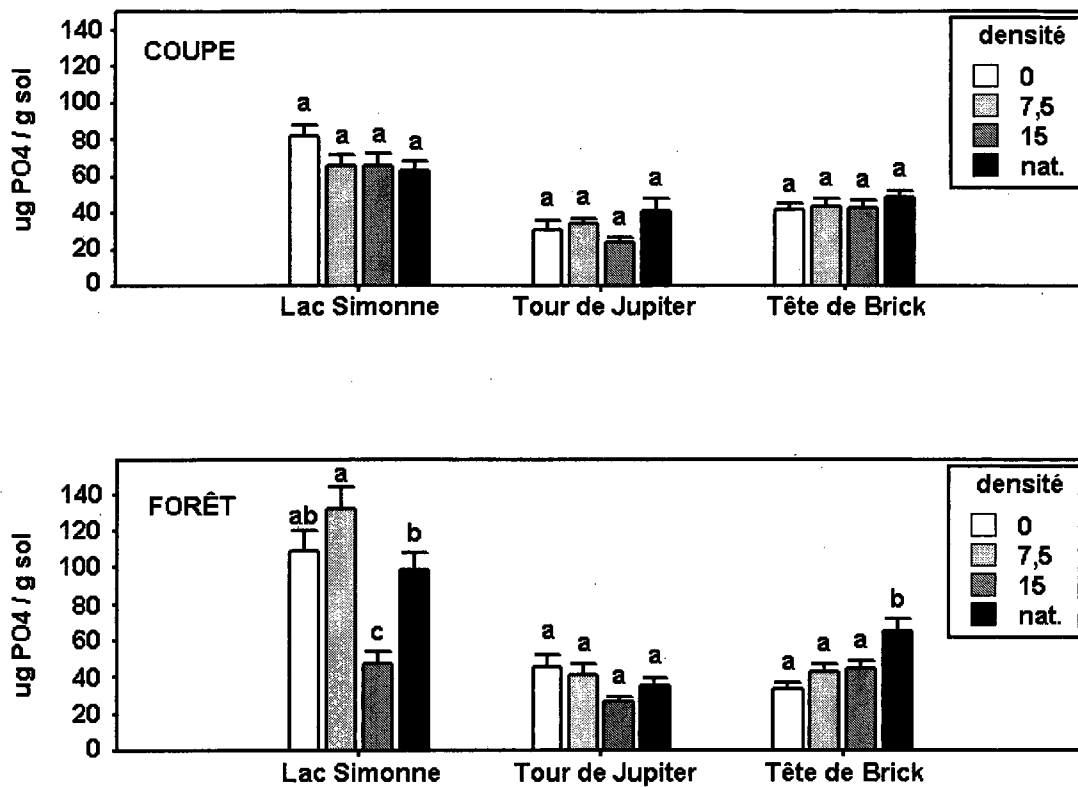
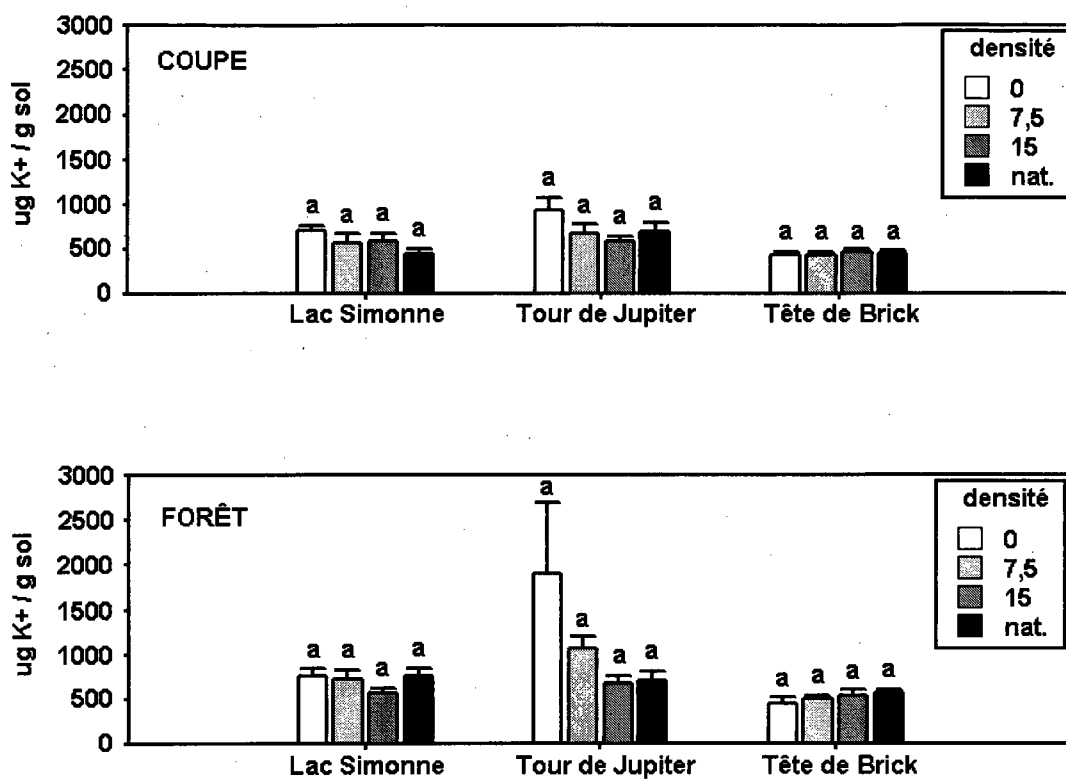


Figure 19. Valeurs moyennes de phosphate extractible dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.



**Figure 20.** Valeurs moyennes de potassium extractible dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

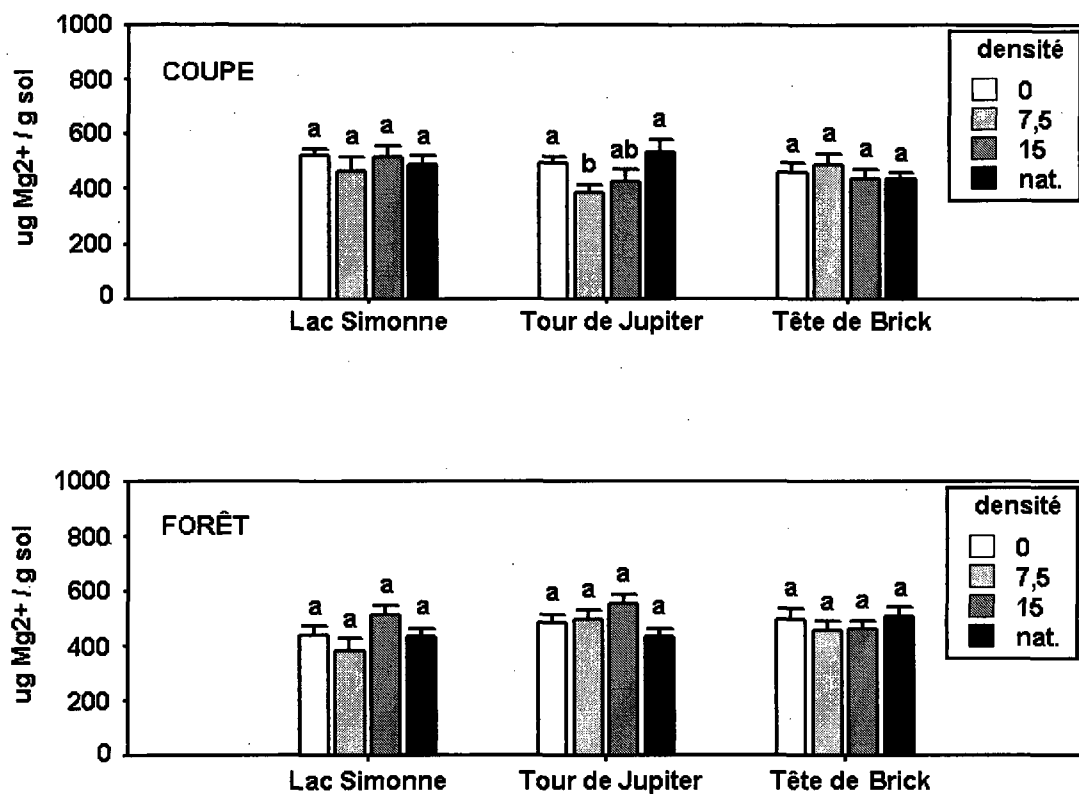


Figure 21. Valeurs moyennes de magnésium extractible dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

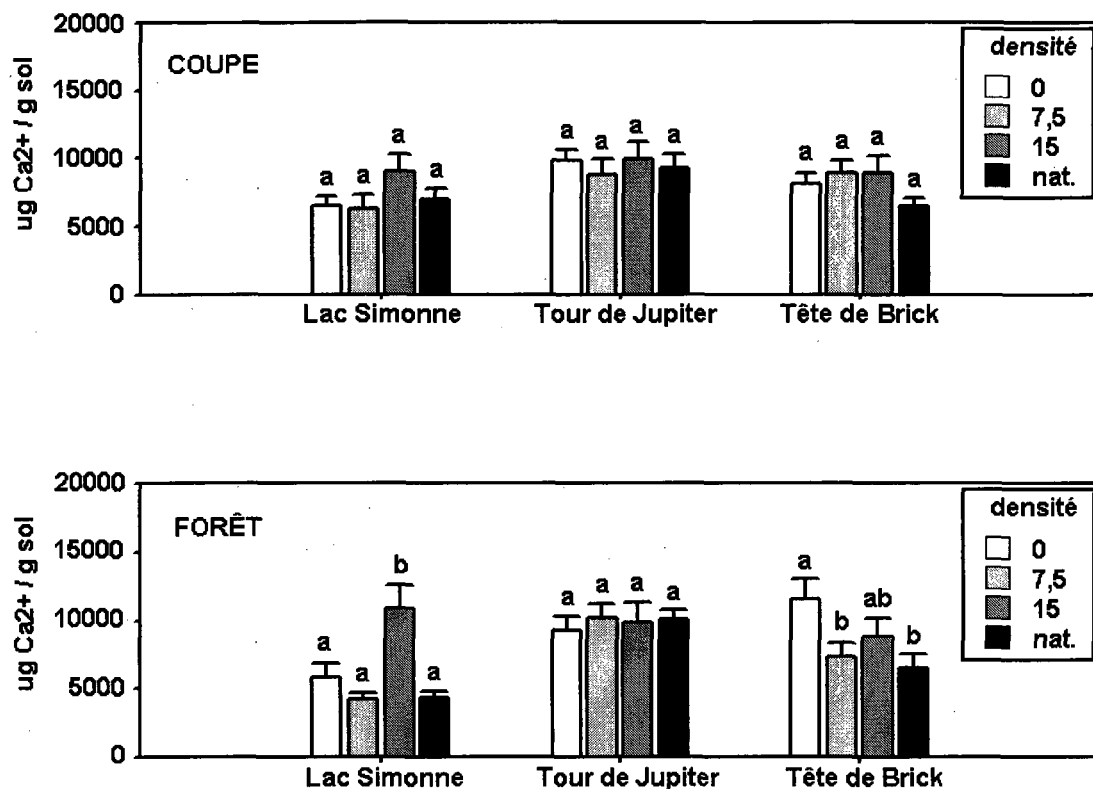


Figure 22. Valeurs moyennes de calcium extractible dans les 12 unités expérimentales, pour chaque catégorie de couvert. Chaque barre représente la moyenne de 20 quadrats  $\pm$  un écart-type. Les lettres différentes montrent les différences significatives selon des tests de Duncan entre les quatre niveaux de densité de cerf sous un type de couvert forestier dans un réplicat.

Nous ne possédons pas de données sur la pédofaune comme celles de Wardle *et al.* (2001). Par contre un projet en entomologie dans le même dispositif que celui que nous avons utilisé est actuellement en cours, et des pièges fosse ont été installés dans chacune des unités expérimentales. Il pourrait être intéressant d'explorer ce jeu de données à la recherche de corrélations entre l'abondance de certains groupes de décomposeurs et nos résultats. Par contre nous savons que, faute d'effort d'identification irréaliste pour un projet de maîtrise, l'étudiant gradué qui mène ce projet a dû se limiter à certains groupes taxonomiques précis, par exemple les pollinisateurs et les macrolépidoptères. Ces groupes ne correspondent cependant pas nécessairement aux groupes taxonomiques les plus fortement liés à la décomposition.

Les résultats que nous présentons dans ce chapitre montrent la complexité qui existe dans les relations entre les herbivores abondants et leur milieu. En effet, les tendances locales observées dans deux secteurs apparemment semblables ou rapprochés géographiquement sur l'île d'Anticosti peuvent s'avérer opposées. Également, bien que des différences existent entre les divers niveaux de traitements, il est rare que ces différences puissent être attribuées aux traitements.

Pour la suite, nous proposons que des analyses multivariées jumelant les données édaphiques aux données de végétation soient faites. De telles analyses pourraient mettre en lumière des interactions propres à ces deux niveaux trophiques, mais que l'étude des sols indépendamment de la végétation ne permettrait pas de constater. Par exemple, des analyses de redondance canonique (RDA) ou des arbres de régression multivariées pourraient être considérées.

### **3.5 Remerciements**

Nous remercions Denis Duteau pour son aide à la collecte des échantillons. Merci également aux stagiaires qui ont su éviter la confusion malgré l'importante charge de travail au laboratoire. Ce travail a pu être effectué grâce au support financier et logistique de la Chaire Industrielle de Recherche CRSNG-Produits forestiers Anticosti.

### **3.6 Références bibliographiques**

Bardgett, R.D. and Wardle, D.A. (2003). Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84 : 2258-2268.

Bardgett, R.D., Wardle, D.A. and Yeates, G.W. (1998). Linking above-ground and below-ground interactions: How plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology & Biochemistry*, 30: 1867-1878.

Bradley, R.L. and Fyles, J.W. (1995). A kinetic parameter describing soil available carbon and its relationship to rate increase in C mineralization. *Soil Biology & Biochemistry*, 27: 167-172.

Coley, P., Bryant, J.P. and Chapin, F.S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230: 895-899.

Flanagan, P.W. and van Cleve, K. (1983). Nutrient cycling in relation to decomposition and organic matter quality in taiga ecosystems. *Canadian Journal of Forest Research*, 13: 795-817.

Fowells, H.A. (1965). *Silvics of forest trees in the United States*. Agricultural Handbook Number 271. United states Department of Ariculture, Forest Service. Washington D.C., USA.

Harrison, K.A. and Bardgett, R.D. (2004). Browsing by red deer negatively impacts on soil nitrogen availability in regenerating native forest. *Soil Biolology & Biochemistry*, 36: 115-126.



- Lefort, S., Tremblay, J.P., Fournier, F., Potvin, F. and Huot, J. (2007). Importance of balsam fir as winter forage for white-tailed deer at the northern limit of their distribution range. *Ecoscience*, 14: 109-116.
- Moore, T.R. (1984). Litter decomposition in a subarctic spruce-lichen woodland, eastern Canada. *Ecology*, 65: 299-308.
- Pastor, J. and Cohen, Y. (1997). Herbivores, the functional diversity of plant species, and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theoretical Population Biology*, 51: 165-179.
- Pastor, J., Dewey, B., Moen, R., Mladenoff, D.J., White, M. and Cohen, Y. (1988). Spatial patterns in the moose-forest-soil ecosystem on Isle Royale, Michigan, USA. *Ecological Applications*, 8: 411-424.
- Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F. and Cohen, Y. (1993). Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle-Royale-National-Park. *Ecology*, 74: 467-480.
- Pastor, J. and Naiman, R.J. (1992). Selective foraging and ecosystem processes in boreal forests. *American Naturalist*, 139: 690-705.
- Potvin, F., Beaupré, P. and Laprise, G. (2003). The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Quebec: A 150-year process. *Ecoscience*, 10: 487-495.
- Ritchie, M.E., Tilman, D. and Knops, J.M.H. (1998). Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology*, 79: 165-177.
- Tran, T.S. and Simard, R.R. (1993). Mehlich III-extractable elements. In *Soil sampling and methods of analysis*, M. R. Carter ed. (Florida: Lewis), pp.43-49.
- Tremblay, J.P., Huot, J. and Potvin, F. (2006). Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia*, 150: 78-88.
- Wardle, D.A., Barker, G.M., Yeates, G.W., Bonner, K.I. and Ghani, A. (2001). Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: Aboveground and belowground consequences. *Ecological Monographs*, 71: 587-614.

## CONCLUSION

Les travaux présentés dans ce mémoire ont atteint leurs objectifs. Ils témoignent de la complexité des relations entre les ongulés abondants et leur milieu, tout en démontrant que des processus du bas vers le haut et du haut vers le bas coexistent dans le système cerf de Virginie – sapinière – sol sur l'île d'Anticosti.

Au premier chapitre, nous avons montré que les densités élevées de cerf augmentent les taux de nitrification dans l'humus après une coupe forestière. Afin de clarifier les processus sous-jacents, il serait nécessaire de doser le nitrate instantané, c'est-à-dire à partir d'échantillons frais et non-incubés. De cette manière, on pourra savoir si le nitrate élevé que nous avons mesuré est présent sur les sites sans être utilisé par la flore non-consommée par le cerf, ou s'il provient de la minéralisation pendant l'incubation.

Au deuxième chapitre, nous avons présenté des données qui suggèrent que la profondeur du sol minéral peut influencer la susceptibilité de la végétation qui y pousse au broutement, ou du moins la composition des peuplements. Il serait pertinent de tester le pouvoir prédictif que nous suspectons en implantant et en faisant le suivi d'enclos de gestion construits sur des sites choisis en fonction des caractéristiques que nous avons identifiées comme déterminantes.

Finalement, le troisième chapitre illustre la complexité des interactions entre le cerf et son milieu sur l'île d'Anticosti. Les effets parfois opposés des traitements sur les variables mesurées entre les réplicats nous laissent croire que certaines variables que nous n'avons pas mesurées pourraient contribuer à l'explication de l'hétérogénéité que nous avons observée. Il serait à propos d'étudier les différents groupes fonctionnels de la pédofaune

dans le même dispositif. Également, nos données seront annexées à des données sur la végétation des mêmes parcelles, il est donc possible que cette variabilité soit attribuable à des interactions entre le sol et les plantes.

Nos travaux montrent la nécessité de considérer les populations d'herbivores dans les facteurs qui peuvent influencer les cycles biogéochimiques sur les sites perturbés. Également, nous avons réussi à montrer une contribution possible de processus du bas vers le haut dans un écosystème insulaire et sans prédateur qui à première vue semble exclusivement caractérisé par une forte influence du haut vers le bas du cerf sur les peuplements forestiers, les autres espèces animales et les sols. Finalement, nous apportons des idées nouvelles sur l'effet des ongulés abondants dans les écosystèmes pauvres, en proposant que le broutement du cerf augmente la nitrification dans l'humus.

## BIBLIOGRAPHIE

- Berteaux, D., Crete, M., Huot, J., Maltais, J. and Ouellet, J.P. (1998). Food choice by white-tailed deer in relation to protein and energy content of the diet : a field experiment. *Oecologia*, 115: 84-92.
- Bryant, J.P., Chapin, F.S. and Klein, D.R. (1983). Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, 40: 357-368.
- Chouinard, A. and Filion, L. (2005). Impact of introduced white-tailed deer and native insect defoliators on the density and growth of conifer saplings on Anticosti Island, Quebec. *Ecoscience*, 12: 506-518.
- Côté, S.D., Rooney, T.P., Tremblay, J.P., Dussault, C. and Waller, D.M. (2004). Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 113-147.
- Donaldson, J.R., Kruger, E.L. and Lindroth, R.L. (2006). Competition- and resource-mediated tradeoffs between growth and defensive chemistry in trembling aspen (*Populus tremuloides*). *New Phytologist*, 169: 561-570.
- Frank, D.A., Groffman, P.M., Evans, R.D. and Tracy, B.F. (2000). Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia*, 123: 116-121.
- Hairton, N.G., Smith, F.E. and Slobodkin, L.B. (1960). Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, 94: 421-425.
- Hobbs, N.T. (1996). Modification of ecosystems by ungulates. *Journal of Wildlife Management*, 60: 695-713.
- Jones, P.D., Demarais, S., Strickland, B.K. and Edwards, S.L. (2008). Soil region effects on white-tailed deer forage protein content. *Southeastern Naturalist*, 7: 595-606.
- Leopold, A. (1933). *Game management* (New York: Scribner's).
- Leopold, A., Sows, L.K. and Spencer, D.L. (1947). A survey of overpopulated deer range in the United States. *Journal of Wildlife Management*, 11: 162-183.

Lindeman, R. (1942). Trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.

Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R.J., McInnes, P.F. and Cohen, Y. (1993). Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle-Royale-National-Park. *Ecology*, 74: 467-480.

Potvin, F., Beaupré, P. and Laprise, G. (2003). The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Quebec: A 150-year process. *Ecoscience*, 10: 487-495.